

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

МОРФОЛОГИЯ  
И ЭКОЛОГИЯ  
ПОЗВОНОЧНЫХ

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
СОЮЗА СОВЕТСКИХ СОЦИАЛИСТИЧЕСКИХ РЕСПУБЛИК  
ГРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА • Том XLVIII

# МОРФОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»  
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ  
ЛЕНИНГРАД • 1971

Главный редактор  
Директор Зоологического института АН СССР  
академик *Б. Е. Быховский*

Редакционная коллегия:  
*М. Н. Дубинина, А. И. Иванов, И. М. Лихарев,*  
*Г. С. Медведев, А. Н. Световидов*

Редактор тома  
*Е. А. Клебанова*

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Основная проблема издания — изучение функциональной морфологии органов опоры и движения некоторых групп млекопитающих в соответствии с их образом жизни, характером движений и систематическим положением. В этом аспекте представлены данные Е. А. Клебановой, Р. С. Поляковой и А. С. Соколова по зайцеобразным, Р. С. Поляковой, Г. С. Катинаса, Н. А. Бодровой, Т. А. Скворцовой и Е. С. Яковлевой по семейству белчиных. Вопросы внутренней связи между работой мышц и их строением анализируются в комплексной работе П. П. Гамбаряна, Г. А. Орловского, Т. Г. Протопоповой, Ф. В. Северина и М. Л. Шика, исследовавших электрическую активность мышц задней конечности кошки при резких локомоциях и морфологию мышц представителей сем. *Felidae*. В статьях И. М. Фокина о мускулатуре тушканчиков и И. И. Соколова о посткраниальном скелете представителей рода *Bison* углубляются и дополняются представления о филогенетических связях указанных животных.

В работе Р. С. Поляковой устанавливаются различия в строении обонятельных луковиц у различных видов мышевидных грызунов, отличающихся по образу жизни и типу питания. Близка к работам данного раздела и статья В. М. Коровиной, в которой на ихтиологическом материале рассматривается значение условий жизни и питания в развитии хрящевых элементов костистых рыб.

Другая группа работ, выполненная Г. Х. Шапошниковой и В. В. Барсуковым, охватывает вопросы ихтиологии, связанные с уточнением систематики некоторых рыб.

Последний раздел тома включает статью П. П. Стрелкова, в которой рассматривается ряд экологических условий зимовки летучих мышей, этих сравнительно малоизученных животных.



Г. Х. Шапошникова

## СРАВНИТЕЛЬНО-МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *SALVELINUS* (NILSSON) RICHARDSON

### ВВЕДЕНИЕ

Систематика гольцов рода *Salvelinus* недостаточно разработана. Как справедливо отмечает К. А. Савваитова (1961а), в изучении гольцов намечаются два этапа: первый — описание множества видов без учета половой, сезонной, возрастной и экологической изменчивости рыб; второй — слияние ранее описанных видов в немногие полиморфные виды. В той же статье дан обзор мировой литературы по гольцам. Автор приходит к выводу, что все обилие описанных в Европе видов сведено в настоящее время к одному — *S. alpinus* (L.), представленному несколькими формами, а в Америке как самостоятельные виды известны *S. alpinus* (L.), *S. namaycush* (Walbaum) и *S. fontinalis* (Mitchill). Далее, сравнивая меристические признаки (по: Берг, 1948а) 11 видов гольцов из водоемов Советского Союза, автор (стр. 1698) не находит достаточных отличий, обуславливающих их видовую самостоятельность, кроме *S. leucomaenis* (Pallas). К. А. Савваитова (1960, 1961а, 1961б, 1962, 1963, 1964, 1966, 1969), а также ее соавторы (Решетников и Савваитова, 1962; Лебедев и Савваитова, 1965; Савваитова и Смольянов, 1967) считают, что *S. malma* (Walbaum) из бассейна Тихого океана является лишь формой *S. alpinus*. Такой же точки зрения придерживаются В. В. Барсуков (1960), М. В. Мина (1962) и О. Ф. Грицепко (1969).

Таким образом, в настоящее время считается, что в водах Советского Союза обитают лишь 2 достоверных вида — *S. alpinus* и *S. leucomaenis*, а все остальные, в том числе и мальма, в лучшем случае могут рассматриваться как подвиды. В то же время высказывается мнение (Behnke a. Shimizu, 1962), что *S. malma* и *S. alpinus* не могут быть отождествлены на том основании, что они распространены симпатрически. Видовую самостоятельность мальмы поддерживают и многие другие зарубежные исследователи (Morton a. Miller, 1954; Matsubara, 1955; McPhail, 1961; Norden, 1961; Oshima, 1961; Inamuta a. Nakamura, 1962; Morton, 1965; McAfee, 1966, и др.). Японские ихтиологи описали ряд подвидов и форм мальмы, а также некоторые новые близкие виды, как *S. japonicus*, *S. tyabei* (Oshima, 1961). Такие крайние точки зрения на видовой состав рода *Salvelinus* вполне объяснимы, если принять во внимание чрезвычайно сложную его биологию, большую пластичность, а также трудность получения материала из малодоступных мест обитания.

Из 11 видов гольцов, упоминающихся в книге Л. С. Берга (1948а), 7 описаны им из отдаленных водоемов, иногда по единичным экземплярам

и без учета их биологических особенностей. Между тем теперь уже известно, что такие виды, как *S. alpinus* и *S. malma*, образуют проходные, озерные, озерно-речные и карликовые формы и что в онтогенезе наблюдается изменчивость признаков (Савваитова, 1962). Кроме того, брачный паряд у одних выражается лишь в изменении окраски, у других — в образовании крюка на нижней челюсти и раздвижении межчелюстных костей. Все это очень усложняет изучение систематики гольцов и заставляет искать новые методы исследования. Наиболее надежным критерием для диагностики отдельных видов лососевых могут служить остеологические данные (Tchernavin, 1937, 1938; Vladukov, 1954, 1962; Дорофеева, 1967; Шапошникова, 1968а, и др.). У полиморфных видов существует значительная внутривидовая изменчивость скелета, однако форма и величина некоторых костей специфичны для отдельных биологических форм, как установлено у камчатских гольцов (Решетников и Савваитова, 1962).

Работ, специально посвященных остеологии гольцов, не существует, но в некоторых статьях приводятся изображения отдельных элементов скелета (Day, 1887; Hubbs и Lagler, 1947; Berinkey, 1966, и др.).

Цель нашей работы — дать подробное описание скелета ряда представителей рода *Salvelinus*, а также по возможности решить некоторые вопросы внутривидовой систематики. Для этого были использованы 29 полных скелетов и 21 череп следующих видов гольцов (по: Берг, 1948а): *S. alpinus* (L.), *S. alpinus erythrinus* (Georgi), *S. lepechini* (Gmelin), *S. czerskii* Drjagin, *S. malma* (Walbaum), *S. leucomaenis* (Pallas).

Кроме того, сделаны 68 рентгенограмм целых рыб. *S. alpinus* и *S. malma* представлены проходными и жилыми формами: первый вид от Мурманска на западе до о. Котельный на востоке, второй — от Карагинского залива Камчатки на севере до устья Амура на юге. Ревизия рода *Salvelinus* не входила в нашу задачу.

Пользуюсь случаем поблагодарить А. Н. Световидова, художника М. М. Жаренкова и всех, приславших мне материал: А. П. Васильковского, О. Ф. Гриценко, Ф. Н. Кириллова, А. И. Колюшева, Л. А. Кудерского, Н. А. Куликову, Н. П. Новикова, В. В. Покровского, Л. Н. Соловину и Н. Г. Шумского.

### Описание некоторых частей скелета

**Эндокраний.** Для большинства представителей подсемейства *Salmoninae* характерно отсутствие *hypethmoideum*. Гольцы в этом отношении не составляют исключения, однако Норден (Norden, 1961 : 727) нашел у двух экземпляров *S. fontinalis* маленькие окостенения на месте этой кости. Хрящевая межглазничная перегородка относительно шире у крупных особей, независимо от их систематического положения. Хрящевой роstrum спереди у некоторых гольцов едва заметно раздвоен, у других закруглен. *Basisphenoidum* у всех расширяется книзу в передней части и плотным хрящом соединен с парасфеноидеумом.

В теменной части хрящевого черепа есть пара фонтанелей, иногда просвечивающих сквозь тонкие кости. Форма и размеры их варьируют, чаще это — овал с вытянутым верхним или нижним краем.

Все восемь костей слуховой части черепа у гольцов хорошо окостенели, и форма их мало варьирует. По Нордену (1961 : 728), у *S. fontinalis* и *S. namaycush* *supraoccipitale* впереди имеет небольшой вырост, внедряющийся в хрящевую перегородку между фонтанелями, но нам его не удалось наблюдать. Задний конец *supraoccipitale* несет в той или иной степени развитый гребень. У большинства гольцов хорошо заметны отростки на *pterosphenoidum*: нижний — сравнительно длинный и острый, верхний, заканчивающийся канал боковой линии, — короче.

Покровные кости. Наиболее варьирует по форме mesethmoideum, в меньшей степени — frontalia и parietalia. Mesethmoideum у всех гольцов спереди чаще всего бывает закруглен, реже в виде треугольника, часто имеются боковые выступы; задний край зубчатый, у *S. alpinus* иногда глубоко расщепленный или с выемкой, небольшой расщеп бывает у кунджи *S. leucomaenis* и, реже, у мальмы. Хотя соотношение длины и ширины mesethmoideum сильно варьирует, все же можно наметить некоторые отличия между отдельными формами гольцов. Наибольшей относительной ширины и длины эта косточка достигает у кунджи и озерной мальмы. У карликовых гольцов оз. Дарпир в Якутии мезетмоид широкий, но короткий. Самый маленький мезетмоид обнаружен у единственного экземпляра южной мальмы (*S. malma krascheninnikovi*).

Frontalia у всех гольцов плотно соединены внутренними краями почти на всем своем протяжении, иногда образуя на стыке небольшой гребень или бугорок. Внешние края более сложной конфигурации, чем внутренние. Задним краем они покрывают значительную часть parietalia; последние разделены supraoccipitale, в передней скрытой части их поверхность неровная, повторяющая все извилины налегающих на них frontalia. Относительная длина frontalia (табл. 2) может быть использована в некоторых случаях для диагностических целей. У всех дальневосточных гольцов и некоторых озерных, например у ладожской палии, frontalia длиннее, чем у проходных гольцов.

Tabularia представляют собой очень мелкие косточки разной длины с каналами внутри, их бывает в общей сложности от 8 до 12, самые нижние косточки шире остальных и другой формы (рис. 5—12).

Praemaxillaria различаются высотой и формой верхней части и степенью развития выемки на заднем крае.

Длина и форма maxillaria у гольцов использовались многими авторами для диагностики отдельных видов и даже внутривидовых форм. Так, по Л. С. Бергу (1948а), основным отличием мальмы является длинная верхняя челюсть, заходящая за вертикаль заднего края глаза. Однако, по наблюдениям некоторых исследователей и нашим, этот критерий годится лишь для сравнения рыб одного пола и возраста и не может служить видовым. По нашим данным, форма maxillaria настолько варьирует внутри вида, что может быть использована лишь при большом числе наблюдений.

На praemaxillare и maxillare хорошо развиты зубы. Как у *Hucho* и *Brachymistax* (Шапошникова, 1968б : 448), у гольцов имеет место смена зубов, что затрудняет их подсчет, однако, учитывая число лунок, можно получить более или менее точные данные. Наибольшее число зубов почти на всех костях у гольцов из группы *alpinus*, затем у мальмы, меньше — у *S. lepechini* и *S. leucomaenis*.

Изучая тайменей и ленков, мы установили изменение количества зубов с возрастом на maxillare (Шапошникова, 1968б : 449), на остальных костях число зубов с возрастом изменяется слабо. Возможно, у гольцов имеет место такая же картина.

Supramaxillare у гольцов представляет собой узкую длинную косточку, расширенную в средней части. Орбиту обрамляют обычно семь костей. Две из них — supraorbitalia — разной величины, верхняя у мальмы бывает очень маленькой, и ее легко потерять при препаровке. Они, за редким исключением, соприкасаются. Между первой supraorbitale и последней infraorbitale большой промежуток. Praeorbitale (lachrymale) более или менее треугольной формы, с разветвленным каналом боковой линии. С каждой стороны черепа чаще бывает по четыре infraorbitalia, реже по пять, или четыре с одной и пять с другой стороны. Канал боковой

линии на них почти без ответвлений, самая верхняя косточка, как и у всех лососевых, лежит на *sphenoticum*. Наибольшая заглазничная кость и праеорекулум разделены промежутком, равным половине и более расстояния от заднего края глаза до предкрышки.

Нижняя челюсть у гольцов, как и у всех лососевых, состоит из трех костей, с внутренней стороны *articulare* имеется небольшое окостенение вокруг заднего конца Меккелева хряща. Нижнечелюстная дуга у проходной мальмы узкая и довольно длинная, у хищной жилой мальмы — значительно шире, зубы на челюстях крупные и сидят плотнее, чем у проходной мальмы; у озерно-речной, питающейся в основном моллюсками, зубы мельче, чем у озерной (Решетников и Савvaitова, 1962 : 437). У кундри *S. leucotaen*is нижнечелюстная дуга сравнительно узкая.

Форма костей жаберной крышки использовалась некоторыми исследователями в качестве критерия для описания внутривидовых форм (Решетников и Савvaitова, 1962 : 436, и др.). Мы можем лишь отметить, что внутри вида форма этих костей варьирует и потому почти не имеет значения при видовой диагностике.

Для диагностических целей может служить сошник; особенностью сошника гольцов является расположение зубов, которые имеются лишь на головке и отсутствуют на рукоятке. В отличие от таймеи и ленка у гольцов они чаще расположены в несколько рядов и сама головка имеет другую форму. В свое время своеобразное строение передней части сошника послужило основанием для выделения рода *Cristivomer* (Gill a. Jordan), однако впоследствии он был ликвидирован, а вид *namaycush* отнесен к роду *Salvelinus*. По мнению же К. А. Савvaitовой (1969), род *Cristivomer* следует оставить. В статье Мортон и Миллер (Morton a. Miller, 1954) приведены многочисленные фотографии сошников рыб разного размера и местообитания. Сравнивая сошники *S. malma* и *S. alpinus* (стр. 118—119), можно найти как очень разные, так и очень похожие. По нашим наблюдениям, если рассматривать отдельно сошники проходных и озерных форм, то между этими двумя условными видами можно найти некоторые различия. У многих озерных гольцов Сибири головка сошника имеет отросток («гребешок»), вытянутый назад, как бы висящий под желобообразной рукояткой. Передний конец сошника часто по бокам имеет выступы. Верхняя часть сошника отличается неровной, очень выпуклой поверхностью и глубоко внедряется в хрящ. На головке зубы расположены гроздью в два-три ряда (рис. 1, III). У озерной мальмы из оз. Азабачье ни такого отростка, ни боковых выступов нет, зубы расположены в один-два ряда, верхняя часть сошника не очень выпуклая (рис. 1, VII). Лишь у одного экземпляра из Кроноцкого озера на Камчатке зубы расположены треугольником на небольшом выступе, отделенном от головки сошника, всего их пять. Однако озерную мальму мы имели лишь из двух камчатских озер, озерные же гольцы представлены в нашем материале из различных мест, и, естественно, форма их сошников варьирует больше. Это особенно заметно у палий и гольцов из озер Северо-Запада (рис. 1, IV), на что обратил внимание и А. И. Колюшев (1969 : 12). Сошник у проходных гольцов также имеет отросток, на котором сидят зубы в несколько рядов (рис. 1, I и II). У проходной мальмы форма сошника иная, зубы расположены чаще в один ряд, прямо на головке (рис. 1, VI). Своеобразный сошник у *Salvelinus* sp. из озер у залива Лаврентия (рис. 1, V), передняя часть его закруглена, боковые выступы отсутствуют. У *S. leucotaen*is головка сошника также имеет отросток, но значительно меньших размеров, чем у *S. alpinus*, зубы на нем расположены в один ряд, полукругом или гроздью, передний край сошника закруглен (рис. 1, VIII). Число зубов на сошниках различных гольцов бывает от 3 до 9.

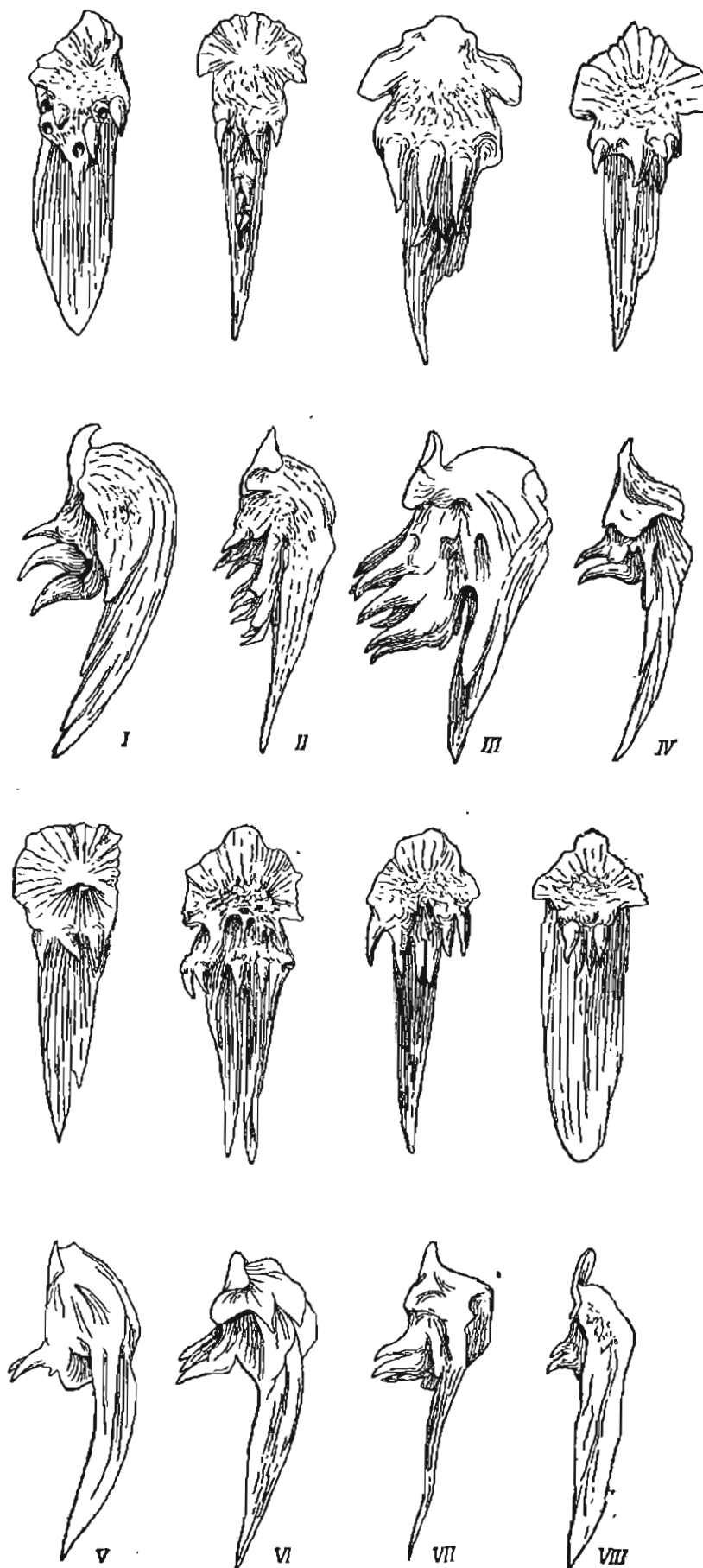


Рис. 1. Соплики.

I — *Salvelinus alpinus*, р. Сибирча; II — *S. alpinus*, р. Индигирка;  
 III — *Salvelinus* sp., оз. Ожогино; IV — *S. lepechini*, оз. Онежское;  
 V — *Salvelinus* sp., озера у зал. Лаврентия; VI — *S. malma*, р. Охота;  
 VII — *S. malma*, оз. Азабачье; VIII — *S. leucomaenis*, Татарский пролив.

*Parasphenoideum* расширяется в области *ethmoidalia lateralia*, затем постепенно становится уже, на уровне *alisphenoideum* снова расширяется, образуя по бокам углы. Передний край, как и у многих других лососевых (Шапошникова, 1968а, 1968б : 442), имеет желобок, кончающийся короткой трубкой. В желобке лежит сошник, конец его рукоятки доходит до начала трубки и лишь изредка заходит внутрь. Задний конец *parasphenoideum* у всех гольцов с выемкой, у мальмы иногда едва заметной. Вентральный контур слегка изогнутый. У *S. leucotaenis* на внешней стороне парасфеноида, в задней его части, бывает небольшой гребень (рис. 12).

**Висцеральный скелет.** *Palatinum* у гольцов с хорошо развитыми зубами, между этой костью и сошником имеется небольшой промежуток, иногда едва заметный, что считается характерным отличием рода *Salvelinus* от родственных форм семейства лососевых. Линдсей (Lindsey, 1964 : 984) считает этот признак ненадежным, так как были случаи, когда у *S. alpinus* и *S. malma* зубы на сошнике и небных костях располагались в виде непрерывной подковообразной полосы.

Форма *hyomandibulare* варьирует. У *S. alpinus* эта кость уже и длиннее, чем у мальмы, наиболее короткая и широкая — у *S. leucotaenis*. Кости гиоидной дуги более или менее однотипные, только пластинка на *basihyale* (язычная кость), несущая зубы, у разных видов обладает слабовыраженными индивидуальными чертами, заключающимися главным образом в расположении и количестве зубов (рис. 2). По нашим данным, у гольцов из группы *S. alpinus* бывают зубы на средней части пластинки (рис. 2, I и II). Такое расположение зубов наблюдалось у одного проходного гольца и у нескольких озерных. В. В. Барсуков (1960 : 4) отмечает, что у гольцов Чукотского п-ва количество рыб с зубами в средней части «языка» возрастает от проходных к озерным. У мальмы и кунджи, как исключение, встречаются один-два маленьких зуба между двумя рядами хорошо развитых зубов (рис. 2, IX).

У разных видов рода *Salmo* обнаружено существенное различие в соотношении передней части язычной кости, несущей зубы, и задней, лишенной зубов (Дорофеева, 1967 : 11). У гольцов таких различий между видами не наблюдается, внутри вида это соотношение варьирует.

Зубов по краям язычной кости в общей сложности от девяти до 13. Наибольшее количество зубов (6+7) оказалось у озерных гольцов из бассейна Индигирки, наименьшее (4+5) — у одной озерной мальмы и у одной кунджи. Вообще же у мальмы чаще всего их насчитывается по пять с каждой стороны, у гольцов из группы *S. alpinus* — по шесть (рис. 2). Задний край язычной кости закрывает первую *basibranchiale*. У всех видов гольцов на третьей *basibranchiale* имеется прикрепленная к ней пластинка, закрывающая часть второй и четвертой *basibranchialia*. Эта косточка была использована для диагностики некоторых американских гольцов (Vladykov, 1954 : 921). На пластинке есть в той или иной степени развитые зубы. Среди исследованных нами гольцов наиболее специфична форма пластинки у *S. leucotaenis*; намечаются отличия в строении и особенно в степени развития зубов на ней у проходной и озерной мальмы, в меньшей степени — у мальмы и *S. alpinus* (рис. 3).

Глоточные пластинки (*pharyngeal plate*) с многочисленными зубами; наиболее крупная расположена на *ceratobranchiale*, зубы здесь у многих гольцов крючкообразные.

**Осевой скелет.** Данные по количеству позвонков и других элементов скелета представлены в табл. 1. Рудиментарный позвонок нами, как и В. В. Покровским (1966 : 13), не был обнаружен, рудиментарные дуги оказались лишь у одного проходного гольца, пойманного у Югорского Шара. Первых два позвонка не несут ребер. Наименьшее

количество позвонков, как туловищных, так и хвостовых, у кунджи, наибольшее — у гольцов из мелких тундровых озер близ зал. Лаврентия. Как известно, количество позвонков в значительной степени зависит от температуры, при которой происходит развитие организма. Наш весьма ограниченный материал не позволяет делать какие-либо категорические выводы по этому поводу, однако уже и сейчас можно предполагать, что наибольшее количество позвонков характерно для гольцов, населяющих наиболее холодные водоемы. У проходной мальмы количество

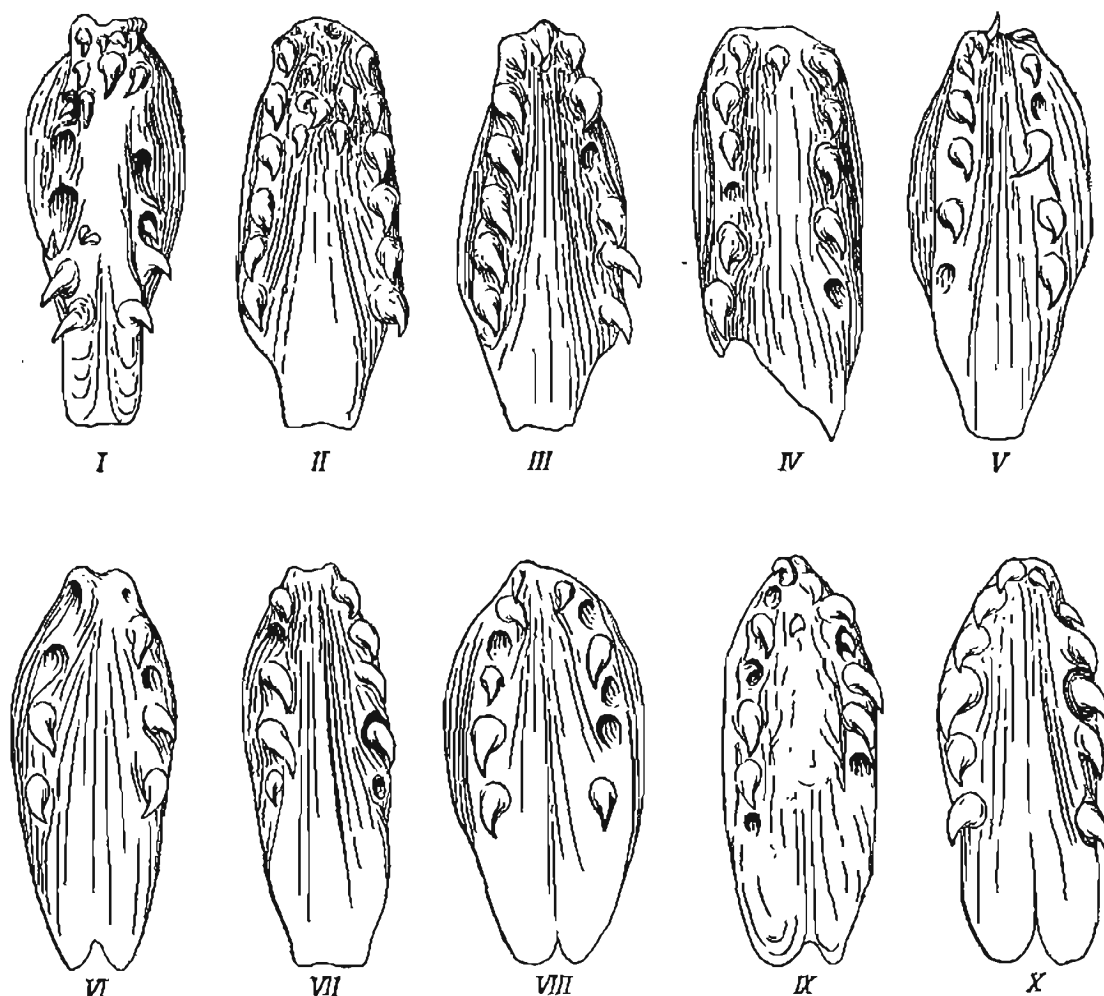


Рис. 2. Язычная кость.

I — *Salvelinus alpinus*, о. Котельный; II и III — *Salvelinus* sp., оз. Ожогинь; IV — *S. alpinus*, оз. Дарпур; V — *S. lepechinii*, оз. Онежское; VI — *S. malma*, р. Охота; VII — *S. malma*, Карагинский залив; VIII и IX — *S. malma*, оз. Азабачье; X — *S. leucomaenis*, Татарский пролив.

позвонков уменьшается с севера на юг.<sup>1</sup> У единственного в нашем материале экземпляра мальмы из зал. Байкал в районе северного Сахалина было 37 туловищных и 25 хвостовых позвонков. Южная мальма, описанная как подвид *S. malma krascheninnikovi*, имеет от 59 до 64 позвонков. Сравнительно небольшое количество позвонков у кунджи, возможно, также объясняется тем, что в нашем материале преобладали особи из южной части ареала. У кунджи, пойманной на севере, у о. Беринга, было 67 позвонков — 40 туловищных и 27 хвостовых. Таким образом, число позвонков не всегда может служить диагностическим критерием в систематике.

Некоторые авторы (Владков, 1954, 1962) придают большое значение скелету хвостового отдела позвоночника. У всех исследованных нами

<sup>1</sup> Такое же явление отмечено у *S. alpinus* (Andrews a. Lear, 1956 : 854).

Таблица 1

Количество позвонков и некоторых элементов осевого скелета у различных гольцов (по скелетам и рентгенограмкам)

Название рыб и их местообитание	n	Всего позвонков	Туловищные позвонки	Хвостовые позвонки	Расширенные нейральные отростки	Расширенные гемальные отростки	Предпосади
Проходные гольцы. Мурман, р. Сибирча, Югорский Шар, р. Енисей . . . . .	11	64—66 64.8	37—41 39.0	25—27 25.7	3—4 3.5	3—4 3.7	17—18 17.5
Озерные гольцы: оз. Онежское и Сегозеро	5	63—65 64.0	37—40 38.6	24—28 25.4	4—5 4.2	3—5 3.6	16—19 17.5
оз. в бассейне р. Оби . . .	1	66	39	27	5	4	18
оз. Таймыр . . . . .	2	65—66 65.5	— 40.0	25—26 25.5	3—5 4.0	— 4.0	— 19.0
озера Ессей и Боганидское, бассейн р. Хатанги	4	64—65 64.5	39—40 39.2	25—26 25.2	— 4.0	3—4 3.2	— 16.0
озера Аранастах и Золотых Чиров в низовьях р. Лены . . . . .	3	66—68 67.3	40—43 41.3	25—26 25.7	5—5 5.0	3—5 4.0	17—20 18.5
оз. Ожогоино, бассейн р. Индигирки . . . . .	5	68—69 68.4	41—43 42.0	26—27 26.8	3—4 3.2	— 3.0	16—18 17.2
оз. Дарпир, бассейн р. Колымы . . . . .	2	64—66 65.0	39—42 40.5	24—25 24.5	— 3	— 3	— 15
оз. Эстихет, Чукотский полуостров . . . . .	8	67—69 67.7	41—43 41.5	26—27 26.3	3—4 3.7	3—4 3.5	17—18 17.2
озера близ зал. Лаврентия . . . . .	16	67—70 68.7	40—43 41.7	26—29 27.1	3—4 3.3	3—4 3.2	
Проходная мальма. Залив Лаврентия, бухта Провидения, Карагинский залив, рр. Озерная и Охота . . .	21	64—69 67.2	36—42 40.0	25—29 27.0	3—5 4.1	3—5 4.1	15—19 17.3
Озерная мальма. Кроноцкое и Ушаковское, Камчатка	18	64—68 66	—	25—27 26.3	3—5 4.0	3—5 4.2	17—19 17.7
Проходная кунджа. Камчатский залив, о. Беринга, зал. Байкал, Татарский пролив, зал. Анива . . .	11	61—64 (67) 62.1	36—40 37.7	23—25 (27) 24.4	3—5 4.1	3—5 4.0	15—18 16.6

Примечание. Цифры в скобках при вычислении средней не учитывались. Здесь и в табл. 2—3 в числителе — колебания, в знаменателе — среднее.

гольцов число основных элементов этой части скелета стабильно. Всегда бывает семь *hypuralia*, по два с каждой стороны *epuralia* и *uropuralia*. Форма костной хвостовой пластинки варьирует, что уже отмечено другими исследователями (Norden, 1961; Решетников и Савваитова, 1962; Колушев, 1969). Владыков (Vladykov, 1954 : 915) приводит следующие данные для *S. alpinus*: костная хвостовая пластинка гребнеобразная, узкая и длинная, покрывает 3.5 позвонка; расширенных нейральных и гемальных отростков по пять; вторая *uropurale* узкая и короткая, первая вдвое



длиннее. По нашим данным, костная хвостовая пластинка у большинства голец группы *S. alpinus* покрывала три позвонка и лишь начало 4-го и только у нескольких — полностью четыре. У мальмы эта кость длиннее,

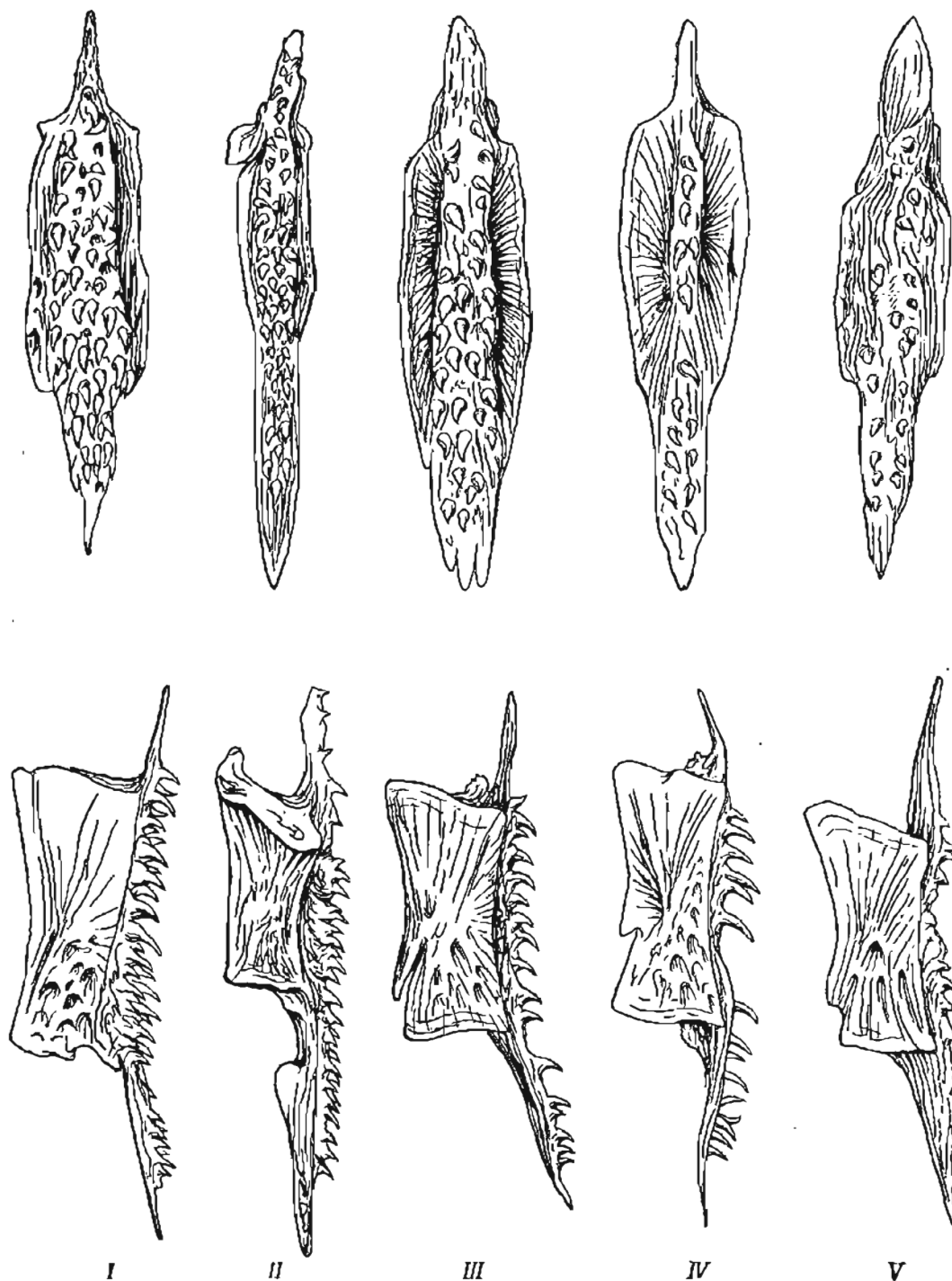


Рис. 3. Пластинки на basibranchialia.

I — *Salvelinus alpinus*, о. Котельный; II — *S. alpinus*, озеро в дельте Лены; III — *S. malma*, р. Охота; IV — *S. malma*, оз. Азабачье; V — *S. leucotactis*.

чаще покрывает все четыре позвонка. У кунджи хвостовая пластинка обычно покрывает 3.5 позвонка. Количество расширенных невралных и гемальных отростков колебалось от трех до пяти, наибольшее их количество было у голец из озер в низовьях Лены. Первая пропегале всегда значительно меньше второй.

Строение непарных плавников у гольцов по существу такое же, как и у других лососевых (Шапошникова, 1968а : 216). У гольцов чаще первых три неразветвленных луча спинного плавника опираются на одну и ту же слегка расширенную спереди *interneurale*, в анальном плавнике первая *interneurale* не расширена и служит опорой обычно двум неразветвленным лучам. Впереди спинного плавника, как у всех лососевых, у гольцов имеются предорсалии, число которых колеблется от 15 до 20: чем дальше назад отодвинут спинной плавник, тем их больше. Форма их варьирует, в основном это очень тонкие косточки, постепенно удлиняющиеся по направлению к спинному плавнику. Первая косточка, находящаяся сразу за затылком, наиболее короткая и широкая, следующая обычно находится между второй и третьей невральными дугами, реже — между третьей и четвертой.

Кости плечевого пояса не представляют интереса для систематического анализа. Для всех гольцов характерно наличие, как правило, четырех *postcleitra* и лишь изредка трех. Наиболее варьирует по форме *posttemporalia*.

Система каналов боковой линии изображена на всех рисунках черепов. На верхней окологлазничной косточке, прикрывающей *sphenoticum*, канал лишь изредка имеет ответвление, направленное назад. Наиболее хорошо развиты каналы на *frontalia*.

Заканчивая остеологическое описание гольцов, приводим табл. 2 с данными измерения черепов. Сравнивая показатели для рыб из различных водоемов, прежде всего можно заметить, что среди всех гольцов наибольшими показателями почти всех измерений выделяется ладожская паalia, причем эта особенность не зависит от размера черепов. Все другие гольцы Северо-Запада особых различий не имеют. На этом основании мы нашли возможным объединить лудные и ямные формы гольцов озер Кольского п-ва. Проходные гольцы из разных мест представлены всего тремя черепами, но и на таком малом материале можно заметить некоторые различия. Так, у гольца, пойманного на о. Котельный, относительно шире мезэтмоид и передняя часть черепа, высота же его меньше, чем у других проходных гольцов. По сравнению с проходной мальмой у гольцов значительно короче лобные кости, в остальном существенных различий не наблюдается. Всех гольцов из озер Сибири мы объединили, отчасти чтобы сократить объем табл. 2, в основном же потому, что из каждого озера было всего по одному-двум экземплярам. Наиболее высоким оказался череп гольца из оз. Фролиха, несмотря на его малые размеры (47 мм). Голец Черского из бассейна Индигирки отличается шириной этмоидальной части, равной 46.5% длины основания черепа, что вполне объяснимо, если принять во внимание изменения, связанные с нерестовым периодом (рис. 4).<sup>2</sup> Самый узкий и низкий череп оказался у единственного экземпляра южной мальмы. Кунджа и озерная мальма отличаются наиболее широким мезэтмоидом, а все дальневосточные гольцы — длинными *frontalia*.

Амплитуда колебаний всех показателей довольно значительна, и при небольшом материале трудно найти достоверные различия для отдельных форм гольцов. Однако некоторые характерные особенности, о которых говорилось выше, можно наметить уже сейчас.

Серия рисунков черепов наглядно иллюстрирует все сказанное выше. На рис. 5 и 6 изображены черепа проходных гольцов из р. Сибирчи бассейна Карского моря и из р. Балыктах на о. Котельный в море Лаптевых. Несмотря на то что оба гольца относятся к виду *S. alpinus*,

<sup>2</sup> Мортон (Morton, 1965) считает, что крюк развивается лишь у проходных или размножающихся в реках видов. Между тем голец Черского считается озерной формой.

Данные по измерению черепов и

Название рыб и их местообитание	Индекс измерений, в % к основанию черепа от пе			
	ширина черепа между наружными краями			высота че
	ethmoidalia lateralia	sphenotica	pterotica	ethmoidale lateralis
Проходные гольцы. Р. Сибирча, Югорский Шар, о. Котельный . .	42.0—46.5 44.2	57.0—58.0 57.7	56.0—60.0 58.0	23.0—28.4 24.8
Озерные гольцы: оз. Имандра и Умбозеро . . . . .	34.3—44.0 39.3	46.5—58.4 53.9	44.3—57.2 51.9	—
оз. Онежское . . . . .	35.6—38.0 36.4	55.8—56.7 56.2	52.3—55.0 53.7	19.3—22.4 20.9
оз. Ладожское . . . . .	41.5—52.0 46.0	55.9—63.0 61.4	55.2—65.0 60.4	25.2
Озера в бассейнах рр. Оби, Ха- танги, Лены, Индигирки и Ко- лымы, оз. Фролиха близ Бай- кала . . . . .	35.5—46.5 39.7	51.0—57.8 54.8	48.2—57.2 52.4	20.7—25.3 23.5
Проходная мальма. Карагинский залив, рр. Озерная и Охота . .	41.7—48.9 44.8	54.7—61.0 57.2	51.7—63.5 57.9	18.9—26.8 23.5
Южная мальма. Устье р. Амура . .	29.6	53.5	50.8	17.0
Озерная мальма. Оз. Азабачье . .	38.7—45.3 42.6	55.3—62.5 56.7	54.1—61.0 58.6	22.0—25.0 23.3
Проходная кунджа. Зал. Байкал, Амурский лиман, Татарский про- лив . . . . .	40.0—46.2 44.0	51.9—58.2 54.8	51.0—57.5 53.1	19.7—26.9 23.4

между ними наблюдается значительная разница. У гольца из р. Сибирчи *maxillare* почти прямая и едва заходит за вертикаль заднего края глазницы, *praemaxillare* сравнительно высокая и почти без выемки на заднем крае (рис. 5, А). Мезэтомид сравнительно узкий, боковые выступы маленькие, задний край заострен, лобные кости не полностью закрывают *sphenotica*, отростки на *pterotica* не достигают задних концов *epiotica* (рис. 5, В). *Ethmoidalia lateralialia* небольшие, передний конец сошника закругленный (рис. 5, В). Высота черепа равномерно увеличивается по направлению к средней части, затем снова немного уменьшается к затылку, гребень на *supraoccipitale* слабо развит (рис. 5, Г). У гольца с о. Котельный *maxillare* значительно длиннее и изогнута вниз, *praemaxillare* имеет на заднем крае сравнительно глубокую выемку. Мезэтомид широкий, боковые выступы хорошо развиты, задний конец раздвоен, лобные кости закрывают *sphenotica*, отростки на *pterotica* длиннее задних концов *epiotica* (рис. 6, В). *Ethmoidalia lateralialia* большие и более сложной конфигурации, сошник спереди не закруглен (рис. 6, В). Череп в профиль имеет другой вид, этмоидальная часть его массивная, на внешней стороне черепа, в средней части, хорошо заметный горб, *orbitosphenoidium* сдвинут назад и находится на уровне *sphenotica* (рис. 6, Г).

Череп *S. alpinus* из оз. Золотых Чиров в дельте Лены (рис. 7) во многом напоминает череп гольца с о. Котельный. Отличия имеются в строении мезэтомиды, в форме и размерах заглазничных костей, которые вообще варьируют, в форме *frontalia*, в положении *orbitosphenoidium*; кроме

## отдельных костей головы

переднего края сошника до конца basioccipitale				Ширина mesethmoi- deum, в % его длины	Длина основания черепа, в мм	Число черепов
ребра на уровне		длина frontalia	длина mesethmoi- deum			
sphenoticum	supraoccipi- tale					
$\frac{36.0-41.0}{39.0}$	$\frac{40.0-42.0}{41.0}$	$\frac{56.1-65.0}{60.1}$	$\frac{32.0-36.3}{34.1}$	$\frac{43.6-59.0}{49.8}$	$\frac{44-100}{64.7}$	3
$\frac{32.3-40.4}{35.1}$	—	—	—	—	$\frac{31.0-72.0}{52.7}$	25
$\frac{35.1-35.7}{35.4}$	$\frac{35.6-38.1}{37.0}$	$\frac{65.5-69.2}{67.8}$	$\frac{32.8-35.6}{34.2}$	$\frac{39.4-43.0}{41.2}$	$\frac{52-67}{57.5}$	3
$\frac{35.0-46.5}{39.9}$	39.6	72.0	35.2	46.1	$\frac{55.5-84.0}{72.0}$	7
$\frac{33.4-42.5}{37.0}$	$\frac{30.7-37.9}{35.1}$	$\frac{57.1-71.0}{64.9}$	$\frac{24.4-36.2}{31.4}$	$\frac{38.8-55.0}{46.5}$	$\frac{33.0-84.0}{56.1}$	10
$\frac{37.8-40.8}{39.3}$	$\frac{34.7-42.0}{38.5}$	$\frac{64.3-71.8}{68.4}$	$\frac{27.4-33.0}{31.0}$	$\frac{44.0-52.5}{49.2}$	$\frac{41-53}{48.9}$	6
35.2	36.4	70.5	30.7	37.0	44.0	1
$\frac{34.8-40.5}{37.6}$	$\frac{35.4-42.1}{39.2}$	$\frac{64.0-74.4}{69.8}$	$\frac{29.5-37.2}{32.2}$	$\frac{43.5-65.0}{53.0}$	$\frac{31.0-47.5}{37.6}$	8
$\frac{33.0-39.8}{37.7}$	$\frac{36.4-44.1}{39.4}$	$\frac{68.2-73.0}{70.0}$	$\frac{30.4-35.2}{33.6}$	$\frac{46.5-60.5}{53.3}$	$\frac{33.0-59.0}{48.3}$	10

того, отсутствует горб на внешней стороне черепа и менее развит гребень на supraoccipitale. Выше уже говорилось о хорошо развитом выступе на сошнике у озерных гольцов рр. Лены и Индигирки. Такой же сошник и у проходного гольца о. Котельный. Возможно, в дальнейшем удастся найти и другие признаки, отличающие гольцов озерных и их родона- чальников проходных, населяющих водоемы этого района. В то же время в бассейне Лены описаны *S. jacuticus* Borisov, который сохраняет во взрослом состоянии окраску, присущую молодежи, — темные поперечные полосы. Длина его обычно менее 300 мм, максимальный вес 450 г. В нашем материале имелись зрелые гольцы из оз. Дарпир в бассейне р. Колымы размером 24—29 см, похожие на *S. jacuticus* окраской и другими признаками. На рис. 8 изображен череп этого гольца. Прежде всего обращают на себя внимание очень большая орбита, короткая верхняя челюсть, длинная изогнутая предкрышка (рис. 8, А), короткие отростки на pterotica (рис. 8, Б и В), тупое рыло (рис. 8, Г). По нашему мнению, такие гольцы могут быть отнесены к карликовой форме вида, населяющего данный водоем, и не нуждаются в особом латинском наименовании.

*S. lepechini*, происхождение которого связывают с проходными гольцами Баренцева моря, населяет озера Карелии и Ладожское озеро. Имевшаяся в нашем распоряжении паalia Онежского озера (рис. 9) отличается от проходного гольца из р. Сибирчи формой и размерами костей верхней челюсти и жаберной крышки, формой рострума, мезет- мойда, сошника и лобных костей, более длинными отростками pterotica,

низким черепом и некоторыми другими признаками. Однако А. И. Колюшев (1969) нашел большое сходство между озерными гольцами Кольского п-ова и Карелии и проходными формами, на основании чего относит их к одному полиморфному виду *S. alpinus*.

Проходные гольцы (рис. 5 и 6) и проходная мальма (рис. 10) отличаются друг от друга формой передней части черепа, мезэтноида, сошника, хрящевого рострума, лобных и некоторых других костей, а также относительной шириной черепа. Как раз тот признак, который фигурирует в определительных таблицах Л. С. Берга (1948а), — длина верхней челюсти, по нашим данным, не имеет существенного значения (рис. 5, А,

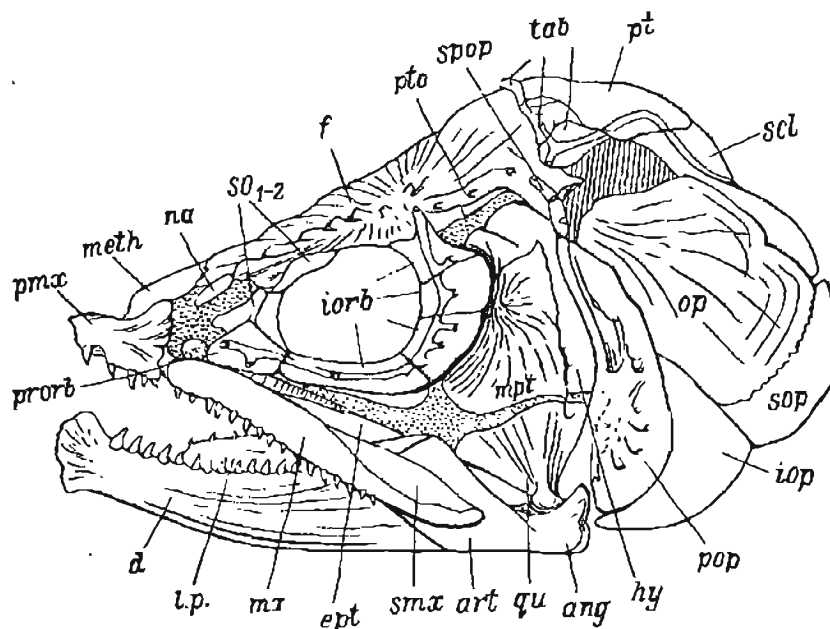


Рис. 4. Голова самца *Salvelinus czerskii* в перепод нереста.

На рис. 4—12 приняты следующие обозначения: А и Г — череп сбоку; В — череп снизу; Е — череп сверху. als — alisphenoidum; ang — angulare; art — articulare; bas — basioccipitale; bs — basisphenoidum; cl — cleithrum; d — dentale; ex — exoccipitale (occipitale laterale); epo — epiocticum; ept — ectopterygoideum; eth. l — ethmoidale laterale; f — frontale; hy — hyomandibulare; iop — interoperculum; iorb — infraorbitalia; l. p — lingual plate; meth — mesethmoidum; mpt — metapterygoideum; mx — maxillare; na — nasale; op — operculum; opo — opisthoticum; orb — orbitosphenoidum; p — parietale; pmx — praemaxillare; pop — praeoperculum; ps — parasphenoidum; pro — prooticum; prorb — praeorbitale; pt — posttemporale; pto — pteroticum; qu — quadratum; r. br — radii branchiostegi; scl — supracleithrum; smx — supramaxillare; SO<sub>1</sub>, SO<sub>2</sub> — supraorbitalia; soc — supraoccipitale; sop — suboperculum; spop — suprapraeoperculum; spho — sphenoticum; sy — symplecticum; tab — tabulare; v — vomer.

6, А и 10, А). В результате просмотра коллекций Зоологического института АН СССР и Зоологического музея МГУ мы могли удостовериться, что верхняя челюсть только у взрослых самцов мальмы всегда заходит за вертикаль заднего края глаза, у самок же только до нее или немного заходит, как на рис. 10. Это подтверждается и наблюдениями К. А. Савваитовой (1961а : 1700). У проходного гольца о. Котельный, по-видимому самца (мы имели только голову), верхняя челюсть также значительной длины.

Мальма из оз. Азабачье на Камчатке отличается от проходной более изогнутой верхней челюстью, формой лобных костей и орбиты, которая у проходной почти круглая, а у озерной более продолговатая, с более крупными ethmoidalia lateralia, массивным хрящевым рострумом (рис. 11) и некоторыми другими менее значительными признаками.

*S. leucotaensis* хорошо отличается от всех остальных гольцов внешним видом и характерной окраской. Его видовая специфичность

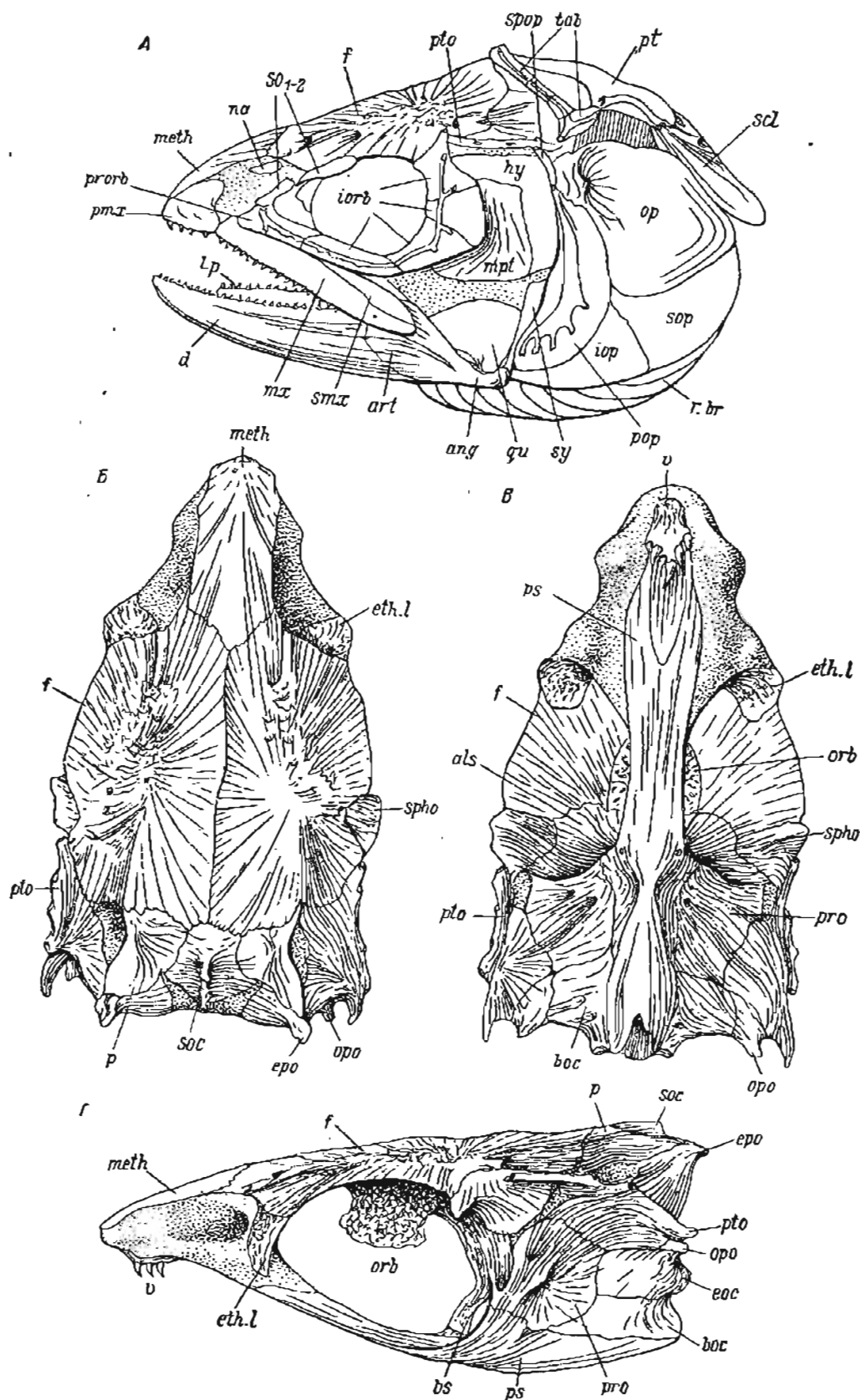
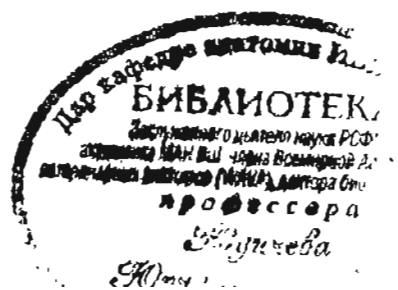


Рис. 5. *Salvelinus alpinus*, р. Сибирча. Длина черепа 44 мм.



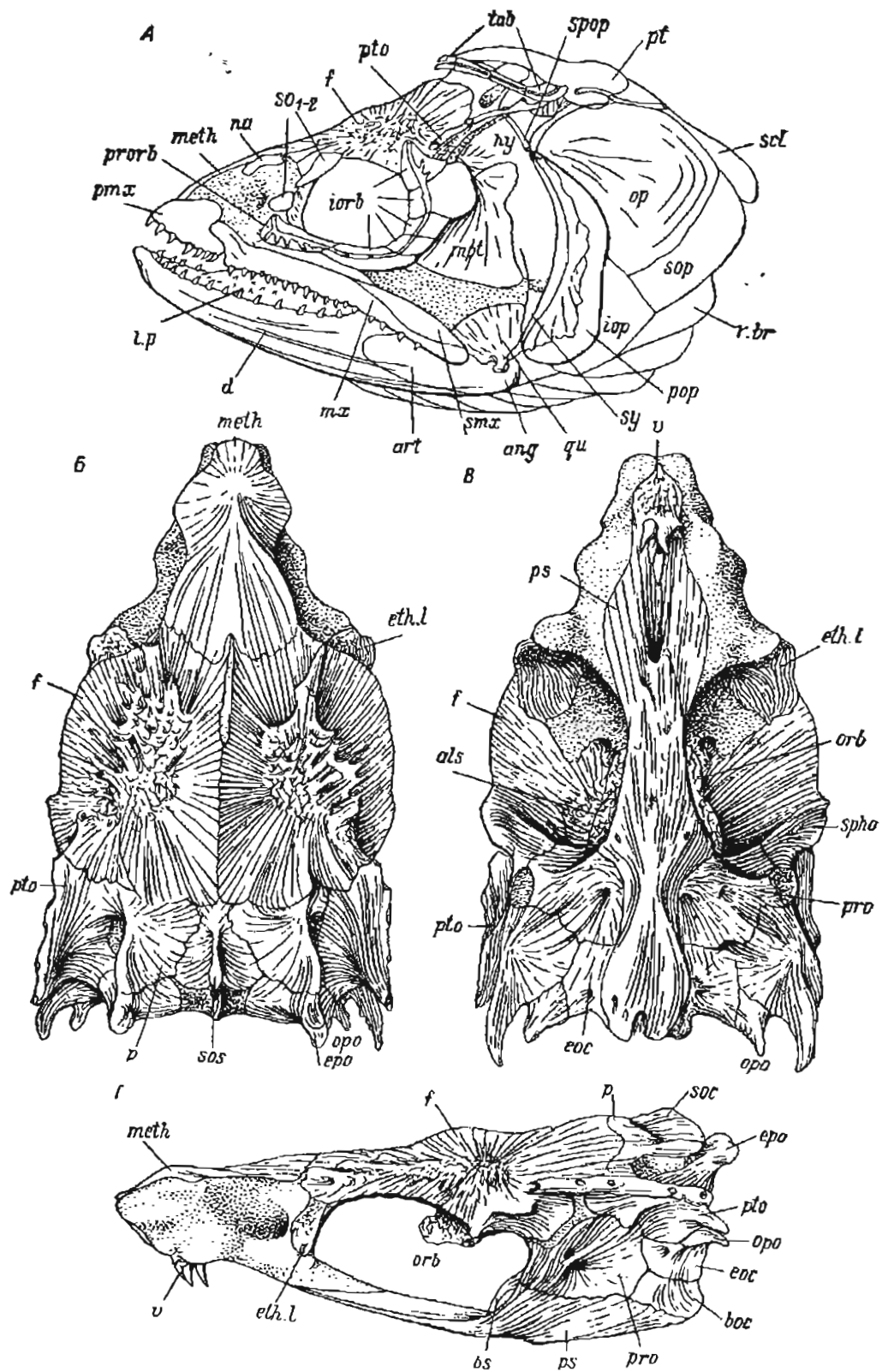


Рис. 6. *Salvelinus alpinus*, о. Котельный. Длина черепа 100 мм.

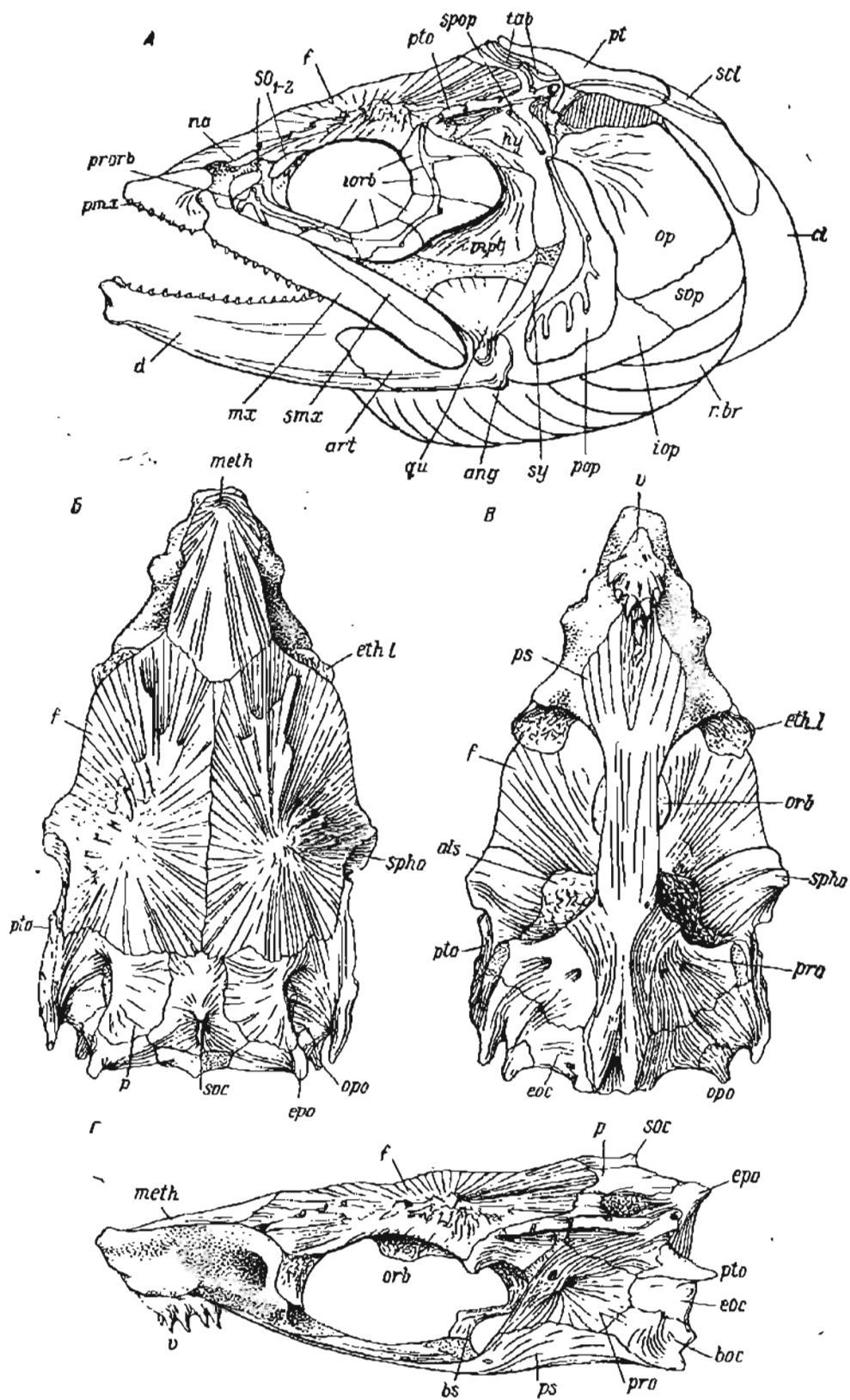


Рис. 7. *Salvelinus alpinus*, озера Золотых Чиров в дельте Лены.  
Длина черепа 76 мм.



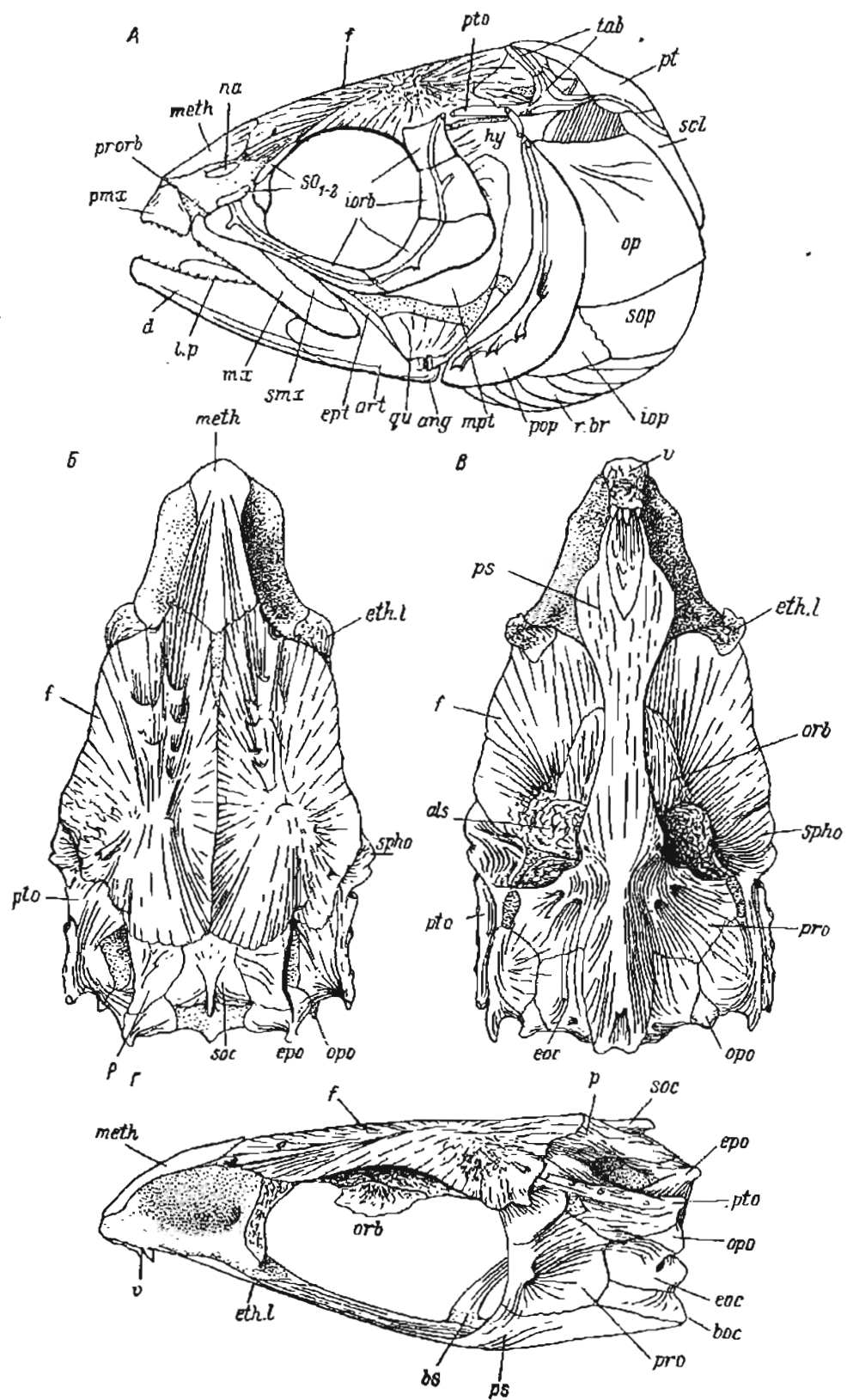


Рис. 8. *Salvelinus alpinus*, оз. Дарпир. Длина черепа 33 мм.

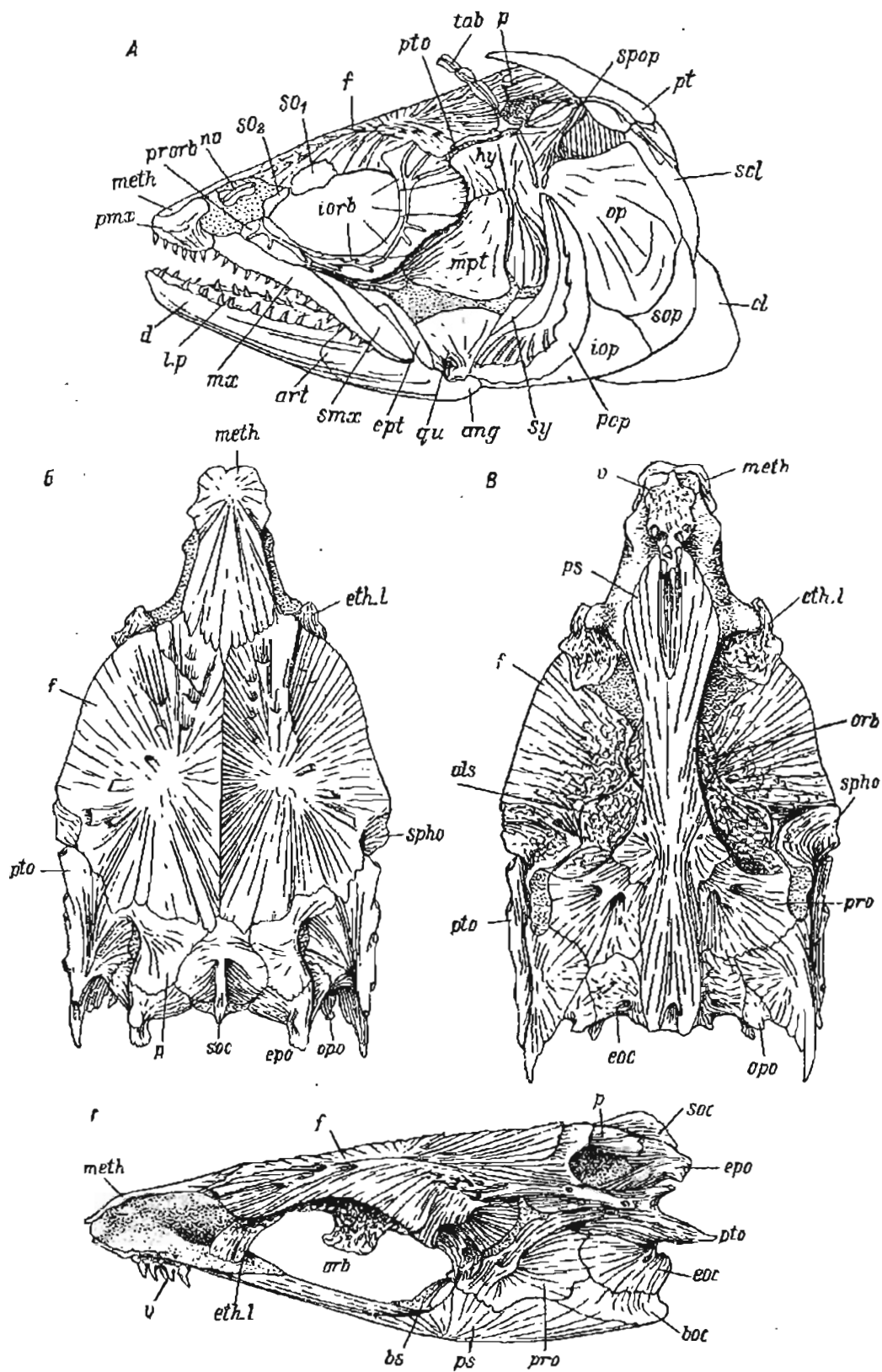


Рис. 9. *Salvelinus lepechini*, оз. Опежское. Длина черепа 67 мм.

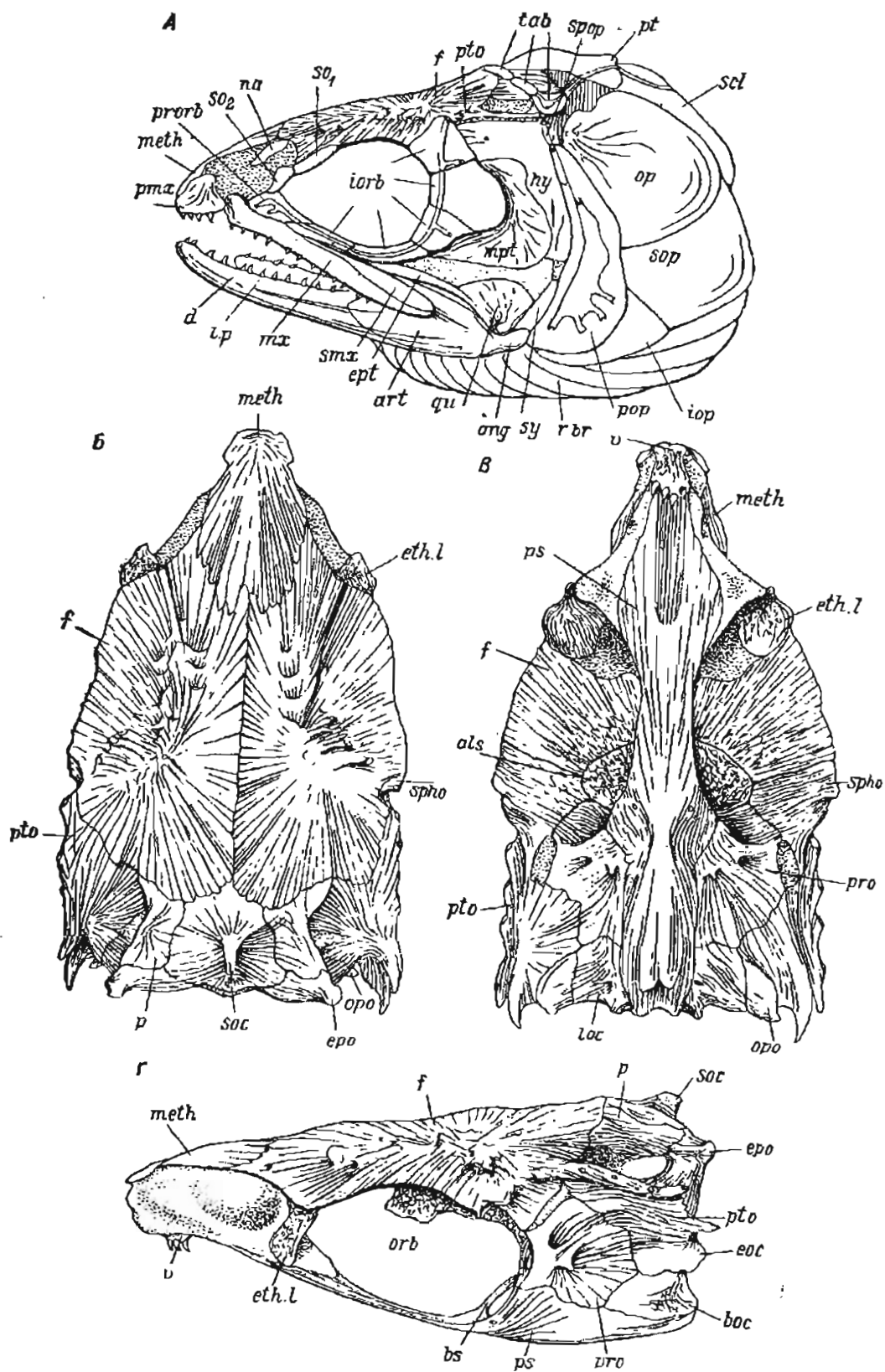


Рис. 10. *Sabvelinus malma*, р. Охота. Длина черепа 49 мм.

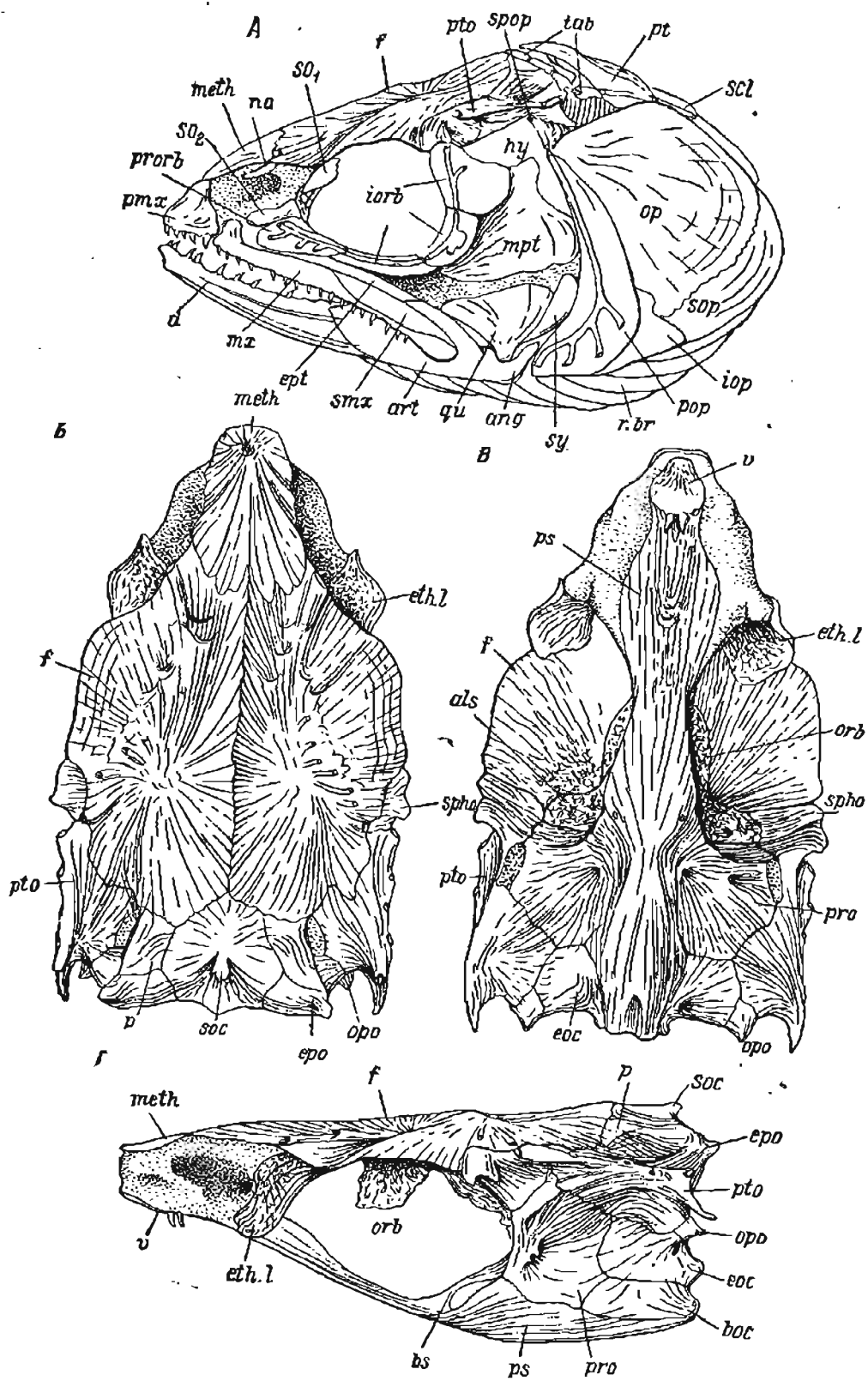


Рис. 11. *Salvelinus malma*, оз. Азабачье. Длина черепа 47.5 мм.

общепризнана, что подтверждается и остеологическими особенностями: своеобразной формой *pteraxiillare*, формой костей жаберной крышки, очень широким мезетмоидом, сложной конфигурацией заднего края *frontalia* и некоторыми другими признаками (рис. 12). В брачный период, по наблюдениям О. Ф. Гриценко, у самцов этого вида развивается крюк на нижней челюсти. Кроме остеологических данных, мы приводим табл. 3, в которой собраны все имеющиеся в литературе и наши данные по некоторым меристическим признакам гольцов из разных водоемов. Количество лучей в плавниках относительно стабильно. Формула спинного плавника у всех гольцов варьирует в пределах III—V8—12, анального — II—V7—10.

Рассматривая табл. 3, трудно найти какие-либо характерные особенности отдельных видов среди меристических признаков. Во всех случаях крайние варианты заходят друг за друга. Только *S. leucotaensis* и *S. malma krascheninnikovi* отличаются от других гольцов количеством жаберных тычинок и пилорических придатков. Сравнение средних показателей по правилам вариационной статистики позволило в некоторых случаях выявить достоверные различия между отдельными формами гольцов, населяющих не только близлежащие водоемы, но и различные глубины одного и того же озера (Михин, 1955; Смирнов, 1956, 1964, 1966; Лебедев и Савваитова, 1965, и др.). Эти различия не выходят за пределы вида, и во многих случаях не имеет смысла давать им особые латинские названия.

В табл. 3, кроме меристических признаков, рассматривается еще один признак — положение верхней челюсти у взрослых рыб, и тут обнаруживаются различия между гольцами, сходными по другим признакам. Так, 2 вида гольцов из бассейна р. Хатанги — *S. boganidae* и *S. tolmachoffi*, почти не имеющих разницы в меристических показателях, очень сильно отличаются внешним обликом, и в частности длиной верхней челюсти. То же наблюдается и у некоторых дальневосточных гольцов.

О систематическом положении мальмы нет единого мнения. Большинство советских ихтиологов, как уже говорилось, отрицает видовую самостоятельность мальмы. Наши остеологические данные также не показали существенных отличий мальмы от других гольцов. О. Ф. Гриценко (1969), изучавший сахалинских представителей рода *Salvelinus*, пришел к выводу, что в Тихом океане имеются две географические формы гольцов — многопозвонковая северная и малопозвонковая южная, к последней относятся и сахалинские гольцы.

Мак Файл (McPhail, 1961) считает, что *S. alpinus* и *S. malma* имели общего предка, чем и объясняется их морфологическое сходство. Обособление этих видов произошло во время существования Берингийской суши, когда арктические воды были отделены от тихоокеанских. В один из периодов такой изоляции *S. malma*, возможно, оказалась к югу от суши, а *S. alpinus* — к северу и дальнейшая их эволюция происходила в разных условиях. В настоящее время в Северной Америке ареалы мальмы и гольца соприкасаются лишь в некоторых водоемах Аляски, но скрещивания между ними, как правило, не происходит. Морфологически мальма и голец отличаются длиной головы и верхнечелюстной кости, количеством зубов на язычной кости, тычинок на первой жаберной дуге, пилорических придатков, позвонков, прободенных чешуй в боковой линии и окраской. Однако все эти признаки сильно варьируют и крайние их показатели заходят друг за друга (McPhail, 1961 : 802, 803, 807). Ареалы различных географических форм гольцов в наших тихоокеанских водах точно не установлены. Вероятнее всего, границы их соприкасаются, и здесь возможны между ними такие же сложные взаимоотношения, как у сига *Coregonus lavaretus* и его сибирского подвида пыжьяна или у европейской и сибирской ряпушек.

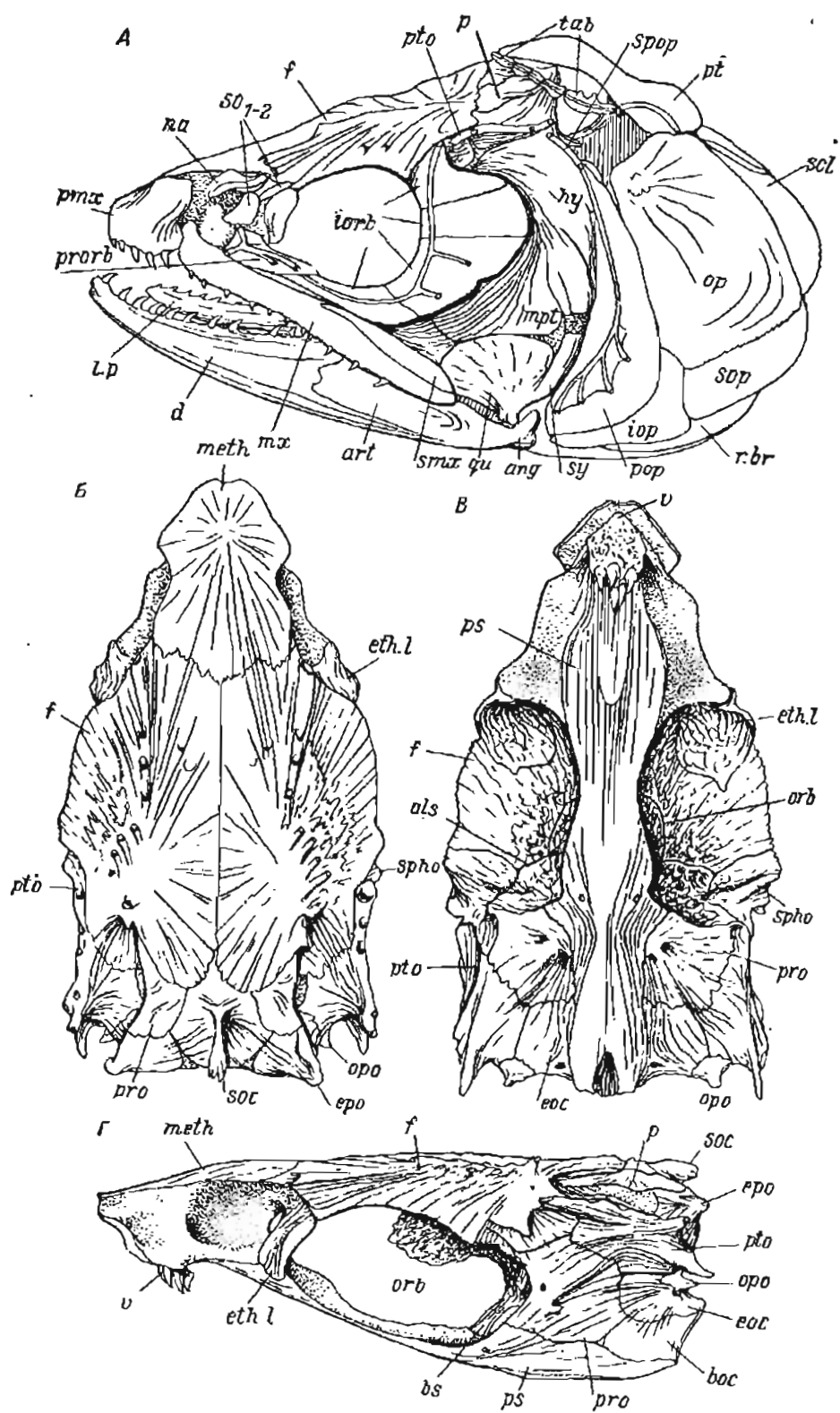


Рис. 12. *Salvelinus leucomaenis*, Амурский лиман. Длина черепа 55 мм.

Меристические признаки и положение верхней челюсти у разных форм голцов рода *Salvelinus*

	Место обитания	Количество				Положение заднего края верхней челюсти
		позвоноков	прободенных чешуй в LL	жаберных тычков	пидоральных придатков	
<i>Salvelinus alpinus</i> (проходной)	Реки бассейнов морей Баренцева, Карского и Лаптевых . . . . .	62—69	119—144	19—30	28—49	Немного заходит за верхний край заднего края глаза
<i>S. leucomaenis</i> (летняя палив)	Озера Ладожское, Онежское и другие озера Карелии . . . . .	64	114—146	21—30	—	Заметно заходит
<i>S. leucomaenis</i> (летняя палив)	То же . . . . .	64	126—141	22—30	36—46	То же
<i>S. alpinus</i> (летняя палив)	Оз. Имандра и Умбозеро . . . . .	62—66 (68) 63.7	120—137 127.6	20—26 23.5	32—52 38.6	»
<i>S. taimyrensis</i>	Оз. Таймырское . . . . .	63—67 (68)	119—140	25—31	30—49	Заходит
<i>S. druzhinini</i>	Озера в бассейнах рр. Енисей и Лисинь . . . . .	63—68	110—142	23—32	39—49	»
<i>S. taimyrensis</i>	Оз. Есеей и бассейна р. Хатанги . . . . .	64—65	120—123	27—30	—	Не заходит
<i>S. bogdanovi</i>	Оз. Богдановское, бассейн р. Хатанги . . . . .	64—65	124—129	24—27	—	Заметно заходит
<i>S. alpinus erythrinus</i>	Оз. Фроглица, бассейн оз. Байкал . . . . .	63—66	140—150	27—32 30	30—42 37	Едва заходит
<i>S. jacuticus</i>	Озеро в дельте Лены . . . . .	64—68 66	125—142 133	21—27 23.8	28—46 36.6	Не заходит
<i>S. alpinus</i>	Озера Золотых Чиров и др., дельта Лены . . . . .	65—68 66—67	110—140 127	23—28 23—25	30—60 44.5	Заходит
<i>S. czerskii</i>	Озера в бассейнах рр. Индигирки и Чукочей . . . . .	—	138—140	17—24	45—57	Заметно заходит у взрослых самцов

Таблица 3 (продолжение)

	Место обитания	Количество				Положение заднего края верхней челюсти
		позвонов	пробитых чешуй в LL	жаберных тычинок	пилорических придатков	
<i>Salvelinus</i> sp.	Оз. Ожогово, бассейн р. Индигирки . .	68—69	133—145	23—24	—	Заходит
<i>S. alpinus</i> (карликовая форма)	Оз. Дарпир, бассейн р. Колымы . . . .	64—66	120—130	31—32	—	Не заходит
<i>S. alpinus</i>	Озера Чукотской губы . . . . .	66—70	115—150	21—25	23—55	Немного заходит
<i>S. andriashevi</i>	Оз. Эгикет . . . . .	67—69 67.8	—	19—29 23.7	30—48 36.6	Заходит у зрелых рыб
<i>S. malma</i> (проходная)	От зал. Лаврентия до р. Тукур . . . .	(64) 65—68 (69)	116—140 133	20—25	22—34	Заметно заходит у зрелых самцов
<i>S. malma</i>	Бассейны рр. Паратунки и Усть-Камчатки . . . . .	63—71	130—139 133.7	19—30	21—61	Доходит
<i>S. malma</i> (озерная)	Озера Камчатки . . . . .	64—68 66.0	118—138 127.3	16—24 18.8	25—34 28.1	?
<i>S. tataricus</i>	Оз. Аучен, Чукотский п-ов . . . . .	68	—	23—25	32—42	Иногда доходит
<i>S. malma krascheninikovii</i>	От устья Амура до зал. Петра Великого . . . . .	59—64	115—133	19—21 20	—	Заходит или только доходит
<i>S. neiva</i>	Горные озера в бассейне р. Охоты . . .	63—66	124—135	26—33	39—49	Не заходит
<i>S. leucomaenis</i> (проходная)	Западная часть Берингова и Охотского морей до Владивостока . . . . .	62—64	123—134	15—20	16—23	Заходит
<i>S. leucomaenis</i> (озерная)	Озера Южного Сахалина и Курильских о-вов . . . . .	—	120—134	12—20	11—33	?

Примечание. При составлении таблицы использованы собственные данные и работы других авторов (Борисов, 1932; Свиридов, 1933, 1956, 1964, 1966; Таранец, 1933, 1936; Пробаков, 1934; Логашев, 1940; Мухомедьяров, 1942; Берг, 1948а, 1948б; Есипов, 1952; Кагановский, 1955; Михин, 1956; Любомирова, 1959; Барсуков, 1960; Савватова, 1960, 1961а, 1961б, 1964, 1966; Кошечен, 1964; Лебедев и Савватова, 1965; Савватова и Смирнов, 1967).



Все озерные гольцы, по-видимому, произошли от проходного *S. alpinus*, и, возможно, некоторые из них далеко отошли от своих предков, но большинство следует считать лишь местными формами, в частности гольцов из озер Кольского п-ова, Таймырского озера и озер Чукотки (Барсуков, 1960). *S. jacuticus* по аналогии с имевшимся в нашем материале гольцом из озера в бассейне р. Колымы, скорее всего, является лишь карликовой формой *S. alpinus*.

В результате исследования впервые дается подробное описание скелета нескольких представителей рода *Salvelinus*, на основании чего устанавливаются некоторые остеологические различия между отдельными формами гольцов. Полученные данные могут служить основой для дальнейшего изучения весьма сложной и запутанной систематики этого рода.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Барсуков В. В. 1960. К систематике чукотских гольцов рода *Salvelinus*. Вopr. иxтиол., 14 : 3—7.
- Берг Л. С. 1948а. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, 1. Изд. АН СССР, Л. : 5—466.
- Берг Л. С. 1948б. О чукотском гольце (*Salvelinus andriashevi* Berg. nov. sp.). ДАН СССР, 59, 8 : 1495—1496.
- Борисов П. Г. 1932. Новый вид гольца — *Salvelinus jacuticus* n. sp. Матер. к иxтио-фауне басс. р. Лены, Изд. АН СССР, М. — Л. : 1—42.
- Гриценко О. Ф. 1969. Экологические взаимоотношения гольцов р. *Salvelinus* и лососей р. *Oncorhynchus* в реках Сахалина. Автореф. канд. дисс., Л. : 3—20.
- Дорофеева Е. А. 1967. Сравнительно-морфологические основы систематики восточноевропейских лососей. Вopr. иxтиол., 7, 1/42 : 3—17.
- Есипов В. К. 1952. Рыбы Карского моря. Изд. АН СССР, Л. : 3—145.
- Кагановский А. Г. 1955. Гольц из бассейна Берингова моря. Вopr. иxтиол., 3 : 54—57.
- Колюшев А. И. 1964. О биологических различиях гольцов и палий озер Кольского полуострова. Изв. Гос. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., 7 : 183—187.
- Колюшев А. И. 1969. Гольцы и палии (р. *Salvelinus*) крупных озер Кольского полуострова. Автореф. канд. дисс., Л. : 3—22.
- Лебедев В. Д., К. А. Савваитова. 1965. К систематике гольцов рода *Salvelinus* дельты Лены. Вестн. Моск. унив., Биол., почвовед., 2 : 46—56.
- Лобовикова А. А. 1959. Озерный гольц (палья) *Salvelinus drjagini* из озера Маковского. Тр. Всесоюз. гидробиол. общ., IX : 315—320.
- Логашев М. В. 1940. Озеро Мелкое и его рыбохозяйственное использование. Тр. Инст. полярн. землед., сер. пром. хоз., 11 : 7—71.
- Мина М. В. 1962. Данные по экологии и систематике озерных гольцов рода *Salvelinus* дельты р. Лены. Вopr. иxтиол., 2, 2 (23) : 230—242.
- Михиц В. С. 1955. Рыбы озера Таймыр и Таймырской губы. Изв. Всесоюз. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., 35 : 5—44.
- Мухомедияров Ф. Б. 1942. К биолого-систематической характеристике даватчана. Тр. Вост.-Сиб. гос. унив., 11, 3 : 119—127.
- Покровский В. В. 1966. О рудиментарных элементах в переднем отделе позвоночника у рыб семейства *Salmonidae*. Тр. Карельск. отд. Гос. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., 4, 1 : 10—19.
- Пробатов В. Н. 1934. Материалы по научно-промысловому обследованию Карской губы и р. Кары. М. : 1—140.
- Решетников Ю. С. и К. А. Савваитова. 1962. Некоторые особенности строения черепа и хвостового отдела скелета у гольцов рода *Salvelinus*. Вopr. иxтиол., 2, 3 (24) : 433—441.
- Савваитова К. А. 1960. О карликовых самцах р. *Salvelinus* (*Salmonidae*). ДАН СССР, 135, 1 : 217—220.
- Савваитова К. А. 1961а. О систематическом положении камчатских гольцов рода *Salvelinus*. Зоол. журн., 10, 11 : 1696—1704.
- Савваитова К. А. 1961б. О систематике гольцов рода *Salvelinus* из бассейна Восточно-Сибирского моря. Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 2 : 37—41.
- Савваитова К. А. 1962. Возрастная изменчивость озерно-речной формы *Salvelinus alpinus* L. Камчатки. Вopr. иxтиол., 2, 4 (25) : 597—603.
- Савваитова К. А. 1963. К вопросу о возможности применения некоторых физиологических показателей в систематике рыб. Вестн. Моск. унив., Биол., почвовед., 3 : 25—28.

- Савваитова К. А. 1964. Кунджа — *Salvelinus leucomaenis* (Pallas) озер Южного Сахалина. В сб.: Озера Южн. Сахалина и их ихтиофауна, изд. Моск. ун-в. : 154—167.
- Савваитова К. А. 1966. Кунджа — *Salvelinus leucomaenis* (Pallas) некоторых озер острова Кунашир из группы Курильских островов. Вестн. Моск. ун-ва., Биол., почвовед., 4 : 35—43.
- Савваитова К. А. 1969. Гомологическая изменчивость видов *Salvelinus* (Nils-son) Richardson и *Cristivomer* Gill and Jordan. Вопр. ихтиол., 9, 1 (54) : 26—45.
- Савваитова К. А. и И. И. Смольянов. 1967. Голец Хантайского озера. Вопр. ихтиол., 7, 2 (43) : 394—397.
- Смирнов А. Ф. 1933. Палия Онежского озера. Рыбн. хоз. Карелии, 11 : 110—128.
- Смирнов А. Ф. 1956. Палия Сегозера. Тр. Карело-финск. фил. АН СССР, 5 : 119—130.
- Смирнов А. Ф. 1964. Морфологическая и биологическая характеристика лудной и ямной палии Ладожского озера. Рыбн. хоз. Карелии, 8 : 130—140.
- Смирнов А. Ф. 1966. Новая форма палии из озер Куйто. Тр. Карельск. отд. Гос. н.-иссл. инст. озern. и речн. рыбн. хоз., 4, 1 : 119—124.
- Таранец А. Я. 1933. О некоторых новых пресноводных рыбах из Дальневосточного края. ДАН СССР, 1, 2 : 83—85.
- Таранец А. Я. 1936. Пресноводные рыбы бассейна северо-западной части Японского моря. Тр. ЗИН АН СССР, 4 : 483—532.
- Шапошникова Г. Х. 1968а. Сравнительно-морфологический анализ сигов Советского Союза. Тр. ЗИН АН СССР, 46 : 207—257.
- Шапошникова Г. Х. 1968б. Сравнительно-морфологическое изучение тайменей и ленков. Вопр. ихтиол., 8, 3 : 440—465.
- Andrews C. W. a. E. Lear. 1956. The biology of Arctic char (*Salvelinus alpinus* L.) in Northern Labrador. J. Fish. Res. Board Canada, 13, 6 : 843—860.
- Behnke R. J. a. J. Shimizu. 1962. Review of: Studies on the chars found in Japanese waters, by M. Oshiwa. Copeia, 3 : 674—675.
- Berinkay L. 1966. Halak-Pisces. Magyar. allatvil. fauna Hungariae, 20, 79 : 1—135.
- Day F. 1887. British and Irish *Salmonidae*. London—Edinburgh : 1—298.
- Hubs C. L. a. K. F. Lagler. 1947. Fishes of the Great Lakes region. Cranbrook Inst. Sci. Newsletter, 26 : 1—186.
- Inamura A. a. M. Nakamura. 1962. Distribution and variation of Fishes in the genus *Salvelinus* in Japan. Miscell. Rep. Res. Inst. Natur. Resources, 58—59 : 64.
- Lindsey C. C. 1964. Problem in Zoogeography of the lake trout, *Salvelinus namaycush*. J. Fish. Res. Board Canada, 21, 5 : 977—994.
- Matsubara K. 1955. Fish morphology and hierarchy. Pt. I. Tokyo : 789.
- McAfee W. R. 1966. Lake trout. В кн.: Inland fisheries management : 260—270.
- McPhail J. D. 1961. A systematic study of the *Salvelinus alpinus* complex in North America. J. Fish. Res. Board Canada, 18, 5 : 793—816.
- Morton W. M. 1965. The Taxonomic Significance of the Kype in American Salmonids. Copeia, 1 : 14—19.
- Morton W. M. a. R. R. Miller. 1954. Systematic position of the lake trout, *Salvelinus namaycush*. Copeia, 2 : 116—124.
- Norden C. R. 1961. Comparative osteology of representative salmonid fishes, with particular reference to the grayling (*Thymallus arcticus*) and its phylogeny. J. Fish. Res. Canada, 18, 5 : 679—791.
- Oshima M. 1961. Studies on the chars found in Japanese Waters. Jap. Wildlife Bull., 18 (1) : 3—70.
- Regan C. T. 1941. The systematic arrangement of the family *Salmonidae*. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 8, 13 : 405—408.
- Siebold C. Th. E. 1863. Die Süßwasserfische von Mitteleuropa. Leipzig : 1—430.
- Tchernavin V. V. 1937. Skulls of salmon and trout. Salmon and Trout Mag. 88 : 235—242.
- Tchernavin V. V. 1938. Notes on chondrocranium and branchial skeleton of *Salmo*. Proc. Zool. Soc. London, 108 : 347—36.
- Vladykov V. D. 1954. Taxonomic characters of the Eastern North America chars (*Salvelinus* and *Cristivomer*). J. Fish. Res. Board Canada, 11, 6 : 904—932.
- Vladykov V. D. 1962. Osteological studies on Pacific salmon of the genus *Oncorhynchus*. Bull. Fish. Res. Board Canada, 136 : 1—172.

В. В. Барсуков

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПЛАСТИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ  
У ТИХООКЕАНСКОГО КЛЮВАЧА *SEBASTODES ALUTUS* (GILBERT)  
И НЕКОТОРЫЕ СООБРАЖЕНИЯ  
ОТНОСИТЕЛЬНО ВНУТРИВИДОВОЙ СИСТЕМАТИКИ РЫБ

По схеме Филиппса (Phillips, 1957) мною было измерено более сотни тихоокеанских клювачей длиной 8—35 см, пролежавших несколько месяцев в 4%-м растворе формалина и около года — в 70-градусном спирте. Результаты измерений, часть из которых здесь не приведена, нанесены на графики (рис. 1—27). Наиболее многочисленны измерения тихоокеанских клювачей из зал. Аляска, для этих рыб крайние значения промеров соединены *сплошной линией*. Ни на одном из графиков названные линии не являются прямыми: ограниченные ими поля подвержены сложным изгибам, причем перегибы приходится чаще всего на длины тела, близкие к 18 и 25—26 см. При длине около 18 см тихоокеанский клювач в зал. Аляска становится многочисленным в траловых уловах, а при длине 25—26 см происходит половое созревание основной массы особей: по Т. Г. Любимовой (1961), оно наблюдается при длине рыбы до конца средних лучей хвостового плавника около 28—30 см, что соответствует примерно 24—26 см стандартной длины.

Вполне естественно предположить, что переходным моментам в жизни рыбы соответствуют наиболее резкие изменения в пропорциях тела. Эти изменения и находят какое-то отражение в промерах, пусть даже избранных формально, оторванных от изучения связи между формой отдельных частей тела и их функциями. В данном случае имеются в виду изменения пропорций, происходящие с ростом у каждой особи в отдельности, безразлично у самца или самки: половой диморфизм в пластических признаках у тихоокеанского клювача выражен слабо и мы его здесь не касаемся.

Однако, оценивая подобного рода изменения по приведенным графикам (рис. 1—27), нельзя забывать, что эти графики отражают сложный процесс, сложную комбинацию элементарных процессов, в данном случае совершенно не изученных: прямых наблюдений над изменениями пропорций тела одной и той же конкретной особи никто еще не производил. Это справедливо не только для морских окуней, но, насколько мне известно, и для всех других рыб.

Даже у одноразмерных особей из одной и той же популяции пластические признаки всегда варьируют. Вопрос о том, у всех особей и всегда ли распределение, поведение, а в конце концов и успешность вылова никак не связаны с вариациями в пропорциях тела, совершенно не исследован.

Другими словами, мы не знаем, насколько правильно отражают наши пробы тот набор вариант и распределение частот пластического признака, которые характерны для рыб данного размера во всей популяции. Мы также не знаем, как изменяются набор вариант и распределение частот у каждого из признаков в связи с различиями в естественной смертности особей, отличающихся друг от друга ходом возрастной изменчивости пропорций тела.

Можно ожидать а priori, что различия в распределении, поведении, естественной смертности и успешности вылова одноразмерных особей, отличающихся по пластическим признакам, сильнее выражены у мигрирующих, чем у оседлых рыб. Возможно, во многом поэтому у норвежской трески, по данным И. Лундбека (Lundbeck, 1961), пропорции тела с ростом изменяются сложнее, чем у других стад трески.

Различное распределение частот по вариантам счетного признака, числа позвонков в авангарде и арьергарде стада синей зубатки (*Anarhichas latifrons* Steenstrup et Hallgrímsson), мигрирующего в Баренцевом море из северной части Западного желоба на запад, к материковому свалу, было отмечено в марте 1959 г. (Барсуков, 1961). В авангарде отклонения от моды встречались заметно реже, а отношение квадрата высоты хвостового плавника к его площади (aspect ratio; Nursall, 1958) в среднем было большим, чем в арьергарде. Последнее указывает на вероятность различий между авангардом и арьергардом и в других пластических признаках.

Различия в распределении, поведении, естественной смертности и успешности вылова особей, различающихся по пропорциям тела, могут искажать на графиках направление возрастных изменений пластических признаков — изменений, типичных для отдельно взятой особи тихоокеанского клювача из зал. Аляска. Ныне можно лишь предполагать с разной долей вероятности для разных пластических признаков, что указанные искажения не настолько велики, чтобы полностью исключить возможность хотя бы приближенной оценки характера возрастных изменений в пропорциях тела.

Как видно из графиков (рис. 1—27), с увеличением размеров рыб все пластические признаки изменяются не только до полового созревания, но и после него, а в некоторых признаках изменчивость после созревания даже усиливается (рис. 9, а, 12, а, 27). Это не удивительно, поскольку у тихоокеанского клювача, как и у других рыб, рост после полового созревания не прекращается, а стало быть, сохраняется и основа для заметных изменений пропорций тела.

Изменение пластических признаков после созревания, само собой разумеется, свойственно не только особям из зал. Аляска, но и из других районов. Однако поля точек у особей из Олюторского залива (*крестики*) лишь изредка ничем существенно не отличаются от таковых у аляскинских рыб. Обычно они сдвинуты в одну сторону у особей всех размеров или располагаются сложнее; отличия между рыбами из разных районов бывают отчетливее выражены то у более крупных, то у более мелких, то у среднеразмерных особей. *Sebastes (Acutomentum) paucispinosus* Matsubara по всем измерениям близок к олюторским особям, но заметно отличается от аляскинских по некоторым промерам (рис. 2, а, 12, б, 21, б). Рыбы из района Командорских островов в основном мелкие (*темные залитые кружки*), по большинству признаков сходны с особями из зал. Аляска или занимают промежуточное положение между ними и особями из Олюторского залива. Однако по некоторым признакам промежуточное положение занимают особи из зал. Аляска (рис. 20, б и семь признаков, связанных с диаметром орбиты) и из Олюторского залива (рис. 2, б и 21, б). Особи с побережья Британской Колумбии стоят ближе к аляскинским,

чем особи с побережья штата Вашингтон; последние, как ни странно, по многим признакам приближаются к олюторским особям.

Различия в пластических признаках между рыбами из разных районов отчасти могут быть вызваны сезонной изменчивостью, тем более что в зал. Аляска сборы производились лишь летом (июль—август 1960 г.), а в Олюторском заливе и в районе Командорских островов в основном осенью (1932—1952 гг., сборы А. П. Андрияшева). Как известно, у рыб из одной и той же популяции пластические признаки могут изменяться по сезонам (Mišik, 1962). Сезонные изменения пластических признаков, помимо давно известного влияния на некоторые из них сезонных различий в наполненности кишечника и в зрелости гонад, а также в упитанности (зависящей от количества и качества корма, зараженности паразитами и т. д.), отчасти могут объясняться тем, что скорость роста отдельных частей тела колеблется по сезонам несколько асинхронно. О такой асинхронности, в частности, свидетельствуют разные сроки образования годовых колец на различных костях и на чешуе *Coregonus clupeaformis* (Ovchinnikov, 1962), а также и ряд других наблюдений над рыбами.

И в данном случае мы пока что не знаем, как изменяются набор вариантов и распределение частот пластического признака в связи с сезонными различиями в распределении, поведении, естественной смертности и успешности вылова особей, отличающихся пропорциями тела. На характер различий между тихоокеанскими клювачами из разных районов может повлиять и многолетний разрыв в сборах. Известно, что рыбы из одной и той же популяции, растущие в разных условиях на протяжении года или ряда лет, успевают приобрести заметные различия во многих пластических признаках. Такого рода явления, судя по всему, весьма обычны при переходе речных рыб к жизни во вновь образованных водохранилищах и отмечены, в частности, у плотвы *Rutilus rutilus* (Лягина, 1967). Установлены они и при выращивании рыб в прудах у японских вьюнов *Misgurnus anguillicaudatus* (Kubota, 1961), карпов *Cyprinus carpio* (Киселев и Короткевич, 1962) и судаков *Lucioperca lucioperca* (Никанорова, 1967), в том числе и у рыб, происходящих от одних и тех же родителей. Вариации пластических признаков по годам, пусть в менее резкой форме, вполне могут наблюдаться и в естественных условиях у всех прочих рыб. Вопрос о величине и обратимости изменений в пропорциях тела, зависящих от колебаний условий среды с периодом в несколько лет, об их связи с изменениями в темпе роста рыб требует самого пристального внимания.

Пока что лишь немногочисленные данные позволяют предполагать существование стойких морфологических различий между клювачами азиатского и американского побережий. Особей из Олюторского залива я отнес к азиатскому подвиду *Sebastes alutus paucispinosus* (Matsubara), особей из зал. Аляска и более южных районов — к американскому подвиду *S. alutus alutus* (Gilbert), как и рыб из района Командорских островов (Барсуков, 1964). Последнее прежде всего должно быть подвергнуто критической проверке, так как материал здесь ограничен по существу лишь особями меньших размеров и поэтому не столь полон. Подвиды заметнее всего различаются по форме затылочных гребней и симфизияльного бугорка, но в связи с возрастной изменчивостью этих признаков указанные различия лучше выражены у крупных особей, чем у мелких.

По счетным признакам подвиды отличаются мало. Вкратце, опустив ссылки на весьма обширную литературу по счетным признакам, можно сказать, что почти все они устанавливаются в раннем онтогенезе и в отличие от пластических признаков в дальнейшем у данной особи не изменяются. Однако индивидуальные различия в раннем онтогенезе оставляют весьма существенный след: в популяции счетные признаки, за редкими исключениями, всегда варьируют. А отсюда следует, что распределение

частот, иногда и набор вариант счетного признака в популяции и в наших пробах из нее могут до известной степени изменяться под действием многих факторов, в том числе и многих из тех, которые вызывают изменение набора вариант и распределения частот пластических признаков.

Теперь можно подытожить сказанное. При морфометрических исследованиях рыб необходимо учитывать степень схождения в размерах не только у незрелых, но и у зрелых особей. Судя по всему, нельзя упускать из виду сезонную и многолетнюю изменчивость признаков в популяции, связь морфологической изменчивости с распределением и поведением рыб, с их естественной смертностью и успешностью вылова. Специфика орудий лова, соответствие взятых нами проб составу рыб в популяции и здесь могут играть не последнюю роль, как и в подавляющем большинстве других разделов ихтиологических исследований. Без разработки указанных вопросов самые реальные статистические различия в средних величинах признаков вряд ли дадут нам должное представление о степени обособленности изучаемых популяций в природе. А отсюда следует, что удовлетворительная разработка внутривидовой систематики рыб на основе морфологического метода невозможна без широкого участия учреждений, занимающихся прикладной ихтиологией. Было бы весьма полезно включать во все карточки полевых анализов наблюдения над немногими заранее отобранными основными отличительными признаками подвидов и других внутривидовых категорий, а также близких видов. При этом следовало бы соблюдать должную последовательность работ. Например, ныне вряд ли можно приветствовать исследования, посвященные внутривидовой изменчивости у атлантических *Sebastes*. Действительно, отличительные признаки пока еще надлежащим образом не отобраны даже для близких видов — *S. marinus*, *S. mentella* и *S. fasciatus*. Такие признаки еще следует отобрать, а затем начать их проверку на массовом материале; исследования по внутривидовой систематике данных видов, опередившие эту проверку, рискуют утратить почти всю ценность.

По сходной причине пока еще рано рекомендовать признаки, которые следовало бы включить в полевые анализы подвидов *Sebastes alutus*. Дело в том, что недавно был открыт новый вид *S. reedi* (Westrheim a. Tsuyuki, 1967), близкий к *S. alutus*. *S. reedi* отличается от *S. alutus* многими счетными признаками, однако встречаются, пусть в меньшинстве, особи с переходным значением указанных признаков. Наибольшее расхождение наблюдается в числе косых рядов чешуй под боковой линией, однако этот признак не пригоден для определения рыб с содранной чешуей, весьма нередких в уловах. По форме симфизияльного бугорка *S. reedi* хорошо отличается от *S. alutus alutus*, но меньше — от *S. alutus paucispinosus*. Для уточнения существенных различий в окраске брюшины необходимы наблюдения над ее возрастной изменчивостью, к тому же часто бывает желательно избежать вскрытия рыбы при ее определении. Таким образом, требуется дополнительное и очень подробное сравнение всех трех форм для поисков наиболее удобных и лучше всего выраженных отличительных признаков, и вполне возможно, что они не будут укладываться в рамки ранее разработанных схем.

При подобных сравнениях рисунок очень часто оказывается более полезным, чем измерение, так как он полнее отражает различия в форме той или иной части тела, которые всегда объемны, а не линейны, и более полезным, чем просчет, отражающий лишь число частей тела, в общем сходных между собой по строению, и не имеющий никакого отношения к тонким различиям в форме этих частей. Возможно, в будущем исследователи при определении мелких таксонов будут пользоваться специальными сериями рисунков, отражающими изменчивость формы той части тела, в которой различия между таксонами выражены всего сильнее.

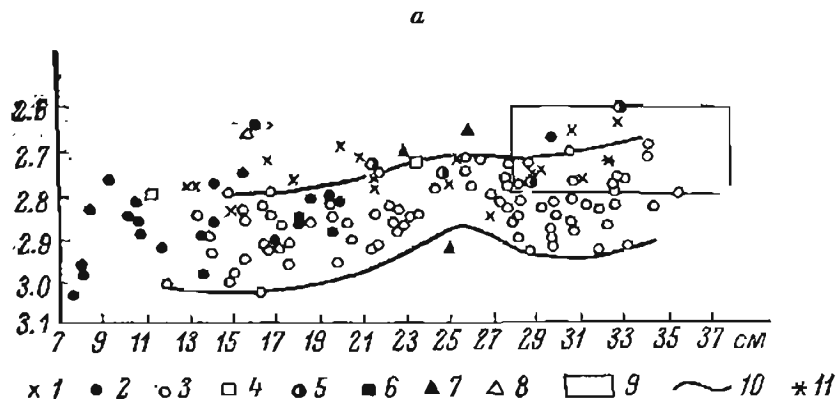


Рис. 1. Длина головы.

Условные обозначения к рис. 1—27.

a — данное измерение в стандартной длине тела; б — в длине головы; в — диаметр орбиты в данном измерении. 1—7 — особи тихоокеанского клювача: 1 — из Олоторского залива, 2 — из района Командорских островов, 3 — из зал. Аляска, наши данные, 4 — из зал. Аляска, данные Эвермана и Гольдсборо (Evermann а. Goldsborough, 1907), 5 — с побережья Британской Колумбии (северная часть о. Ванкувер), 6 — с побережья штата Орегон (вблизи устья р. Колумбия), 7 — с побережья Штата Вашингтон (Зоологический музей Московского университета, № 9729); 8 — типовой экземпляр с побережья Калифорнии (Gilbert, 1891); 9 — пределы колебаний признака у 11 калифорнийских особей с абсолютной длиной 33—45 см, что примерно соответствует стандартной длине 28—38 см (Phillips, 1957); 10 — пределы колебаний признака у особей из зал. Аляска; 11 — *Sebastes (Aculomentum) paucispinosus* Matsubara = *Sebastes alutus paucispinosus* (Matsubara) (Matsubara, 1943; Барсуков, 1964). По оси абсцисс — стандартная длина рыбы, т. е. расстояние от самой передней точки верхней губы до конца гиураллий, в см; по оси ординат — частное от деления а или б на данное измерение или данного измерения — на в.

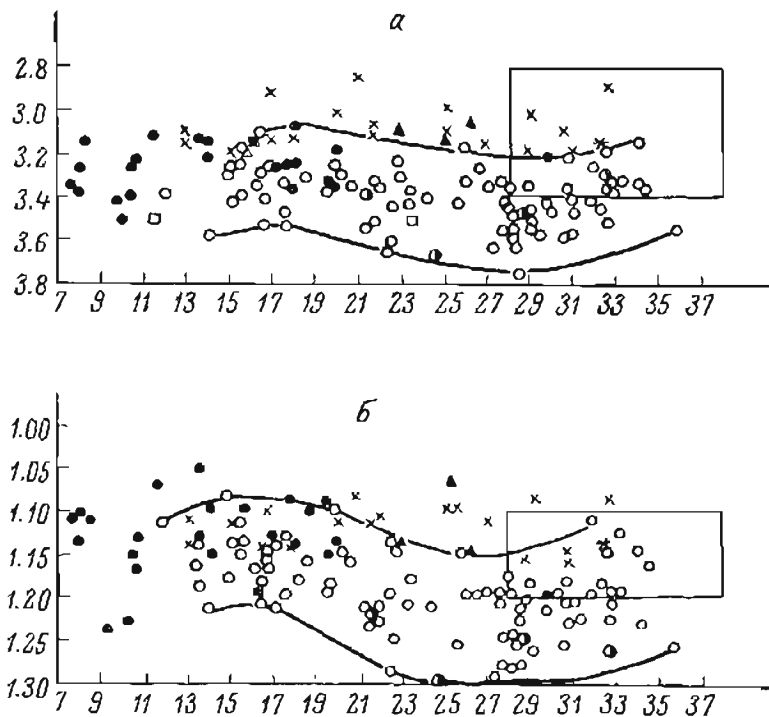


Рис. 2. Высота тела у основания брюшных плавничков.

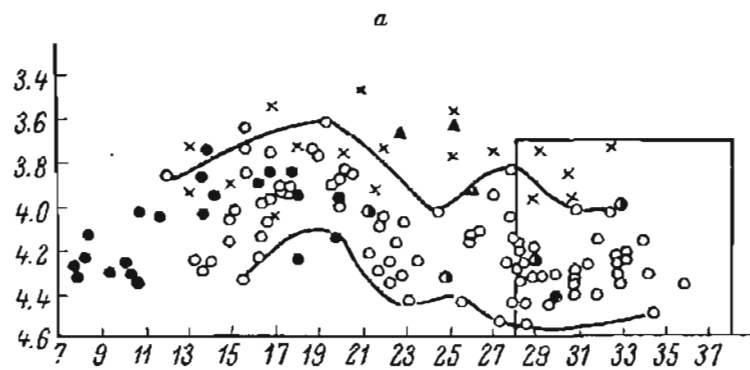


Рис. 3. Высота тела у основания анального плавника.

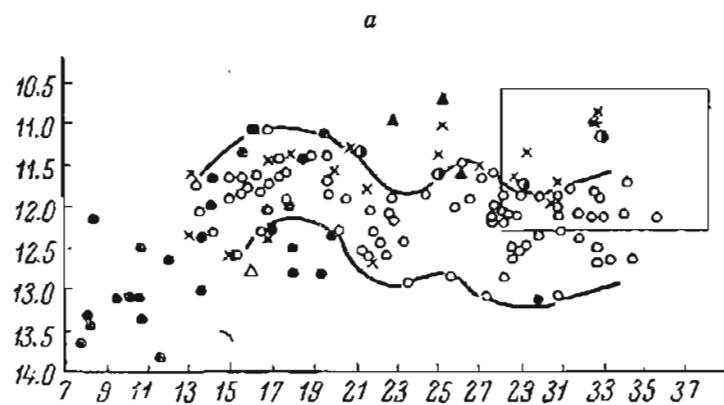


Рис. 4. Высота хвостового стебля.

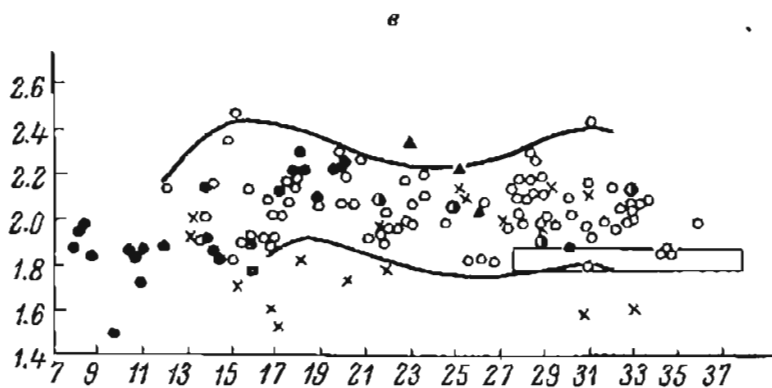


Рис. 5. Вентральная длина хвостового стебля.

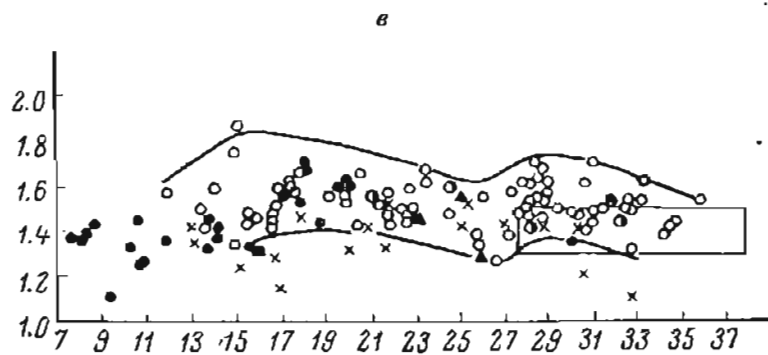


Рис. 6. Дорсальная длина хвостового стебля.



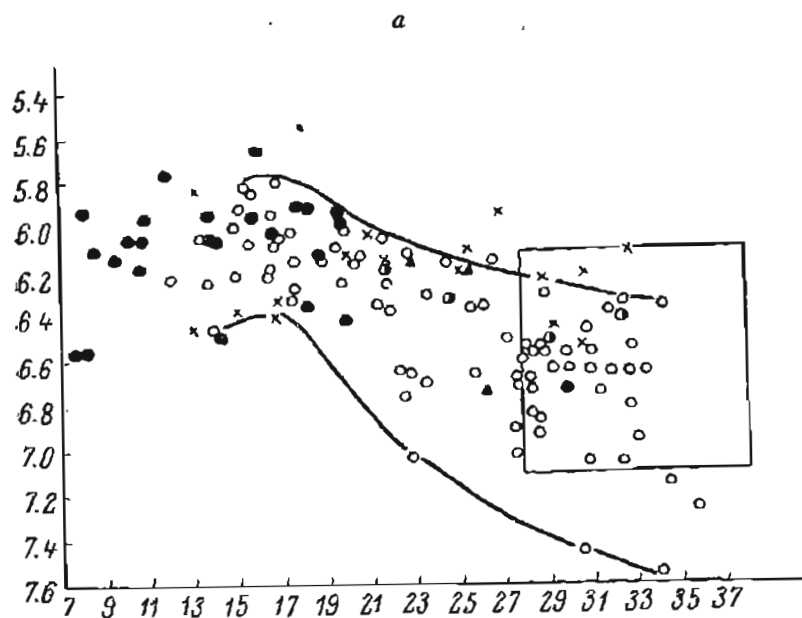


Рис. 7. Длина основания анального плавника.

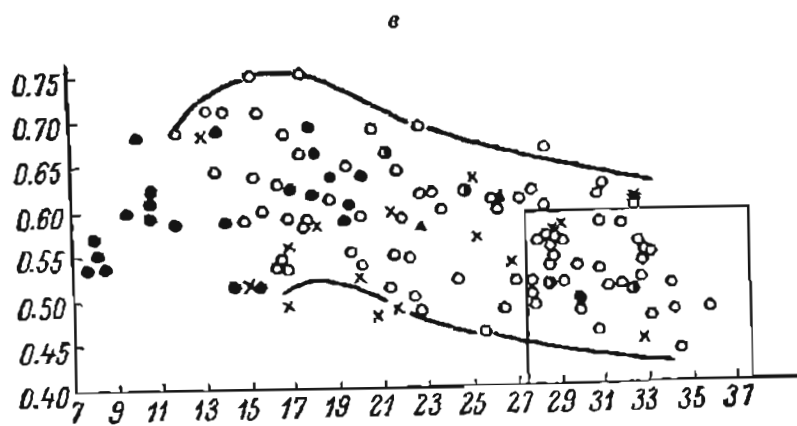


Рис. 8. Длина передней колючки анального плавника.

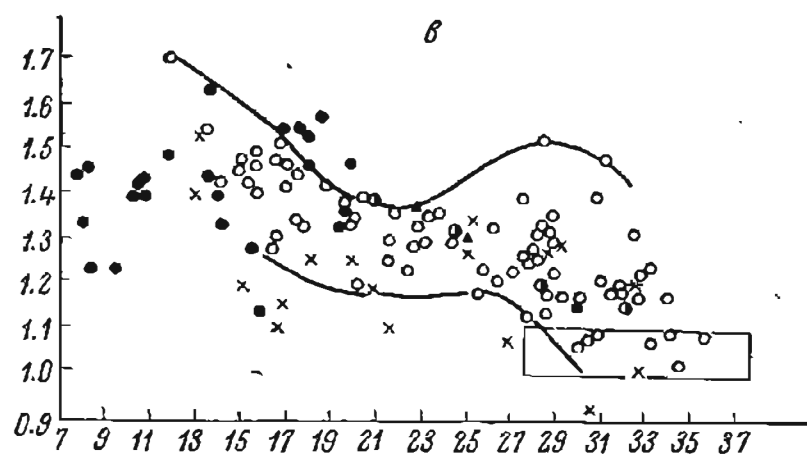
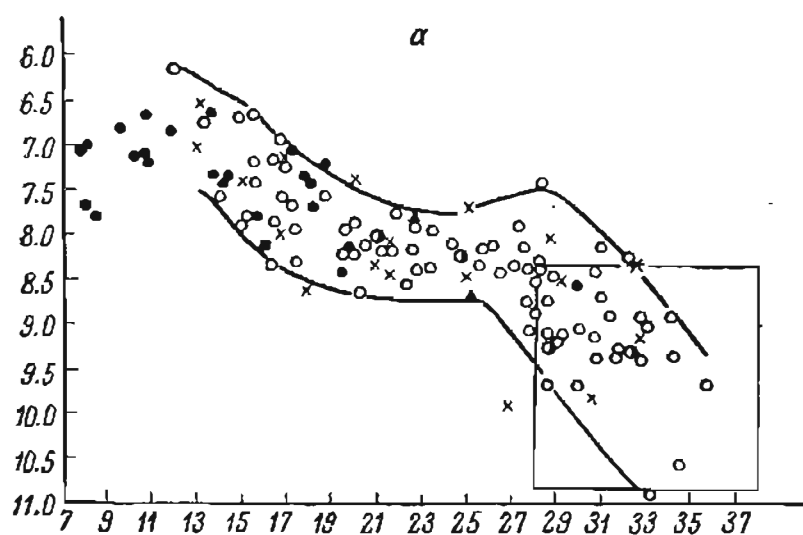


Рис. 9. Длина второй колючки анального плавника.

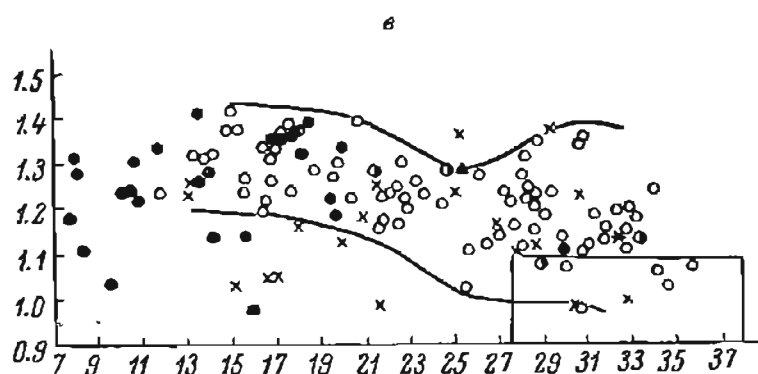


Рис. 10. Длина третьей колючки анального плавника.

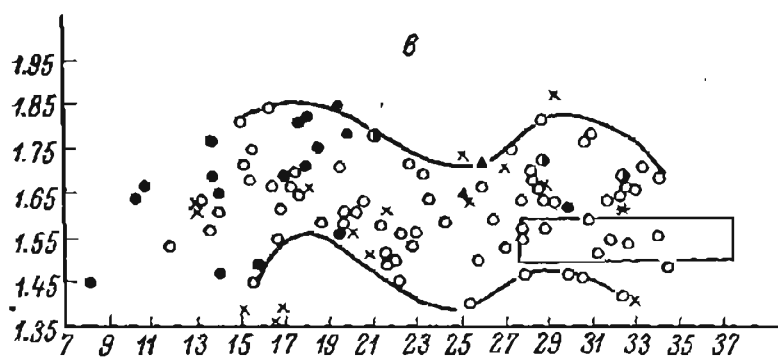
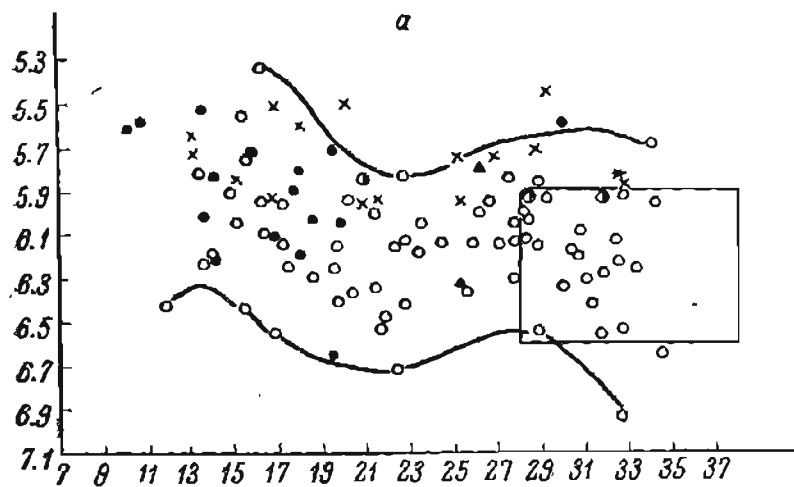


Рис. 11. Длина самого длинного луча анального плавника.

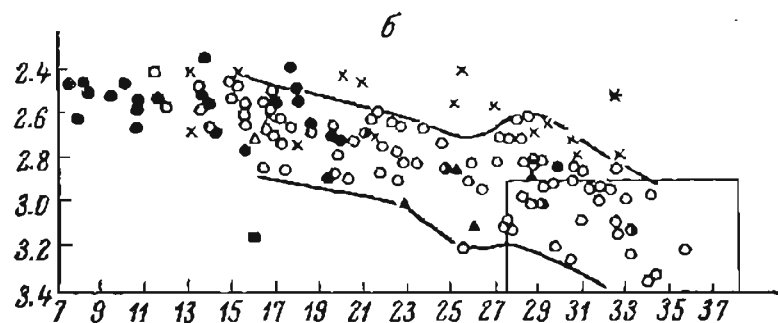
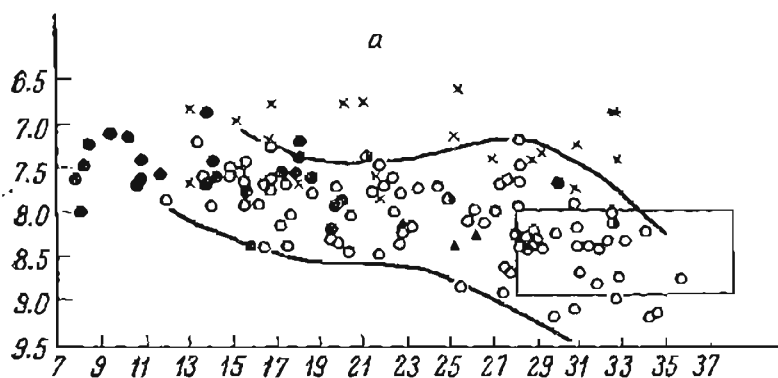


Рис. 12. Длина самой длинной колючки спинного плавника.

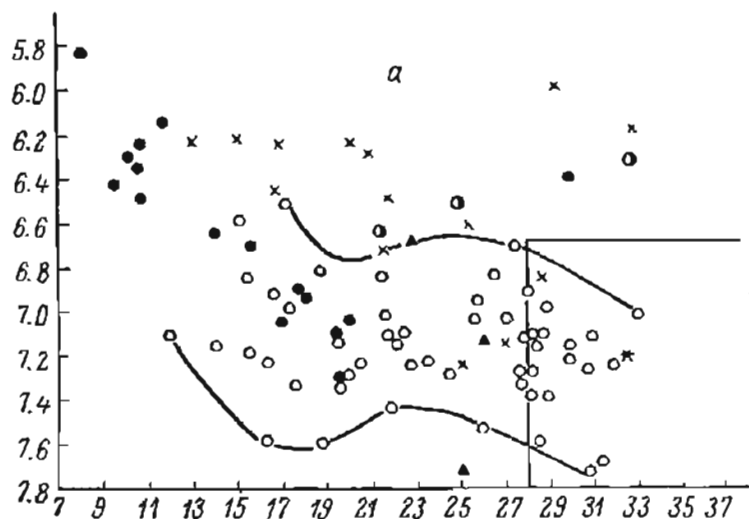


Рис. 13. Длина самого длинного луча спинного плавника.

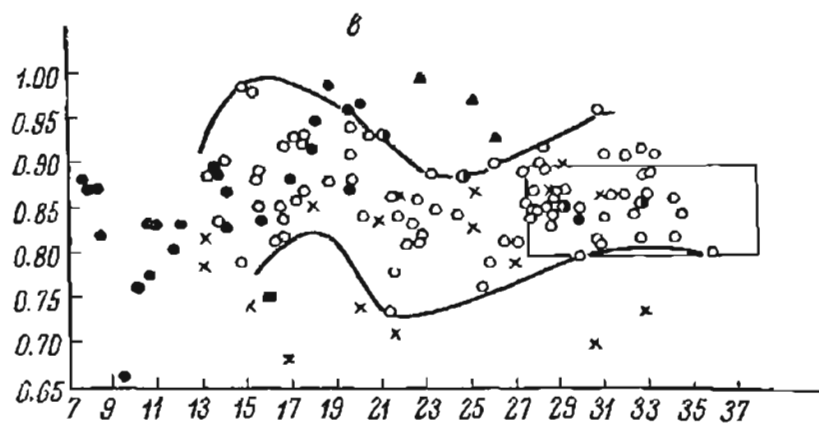


Рис. 14. Ширина основания грудного плавника.

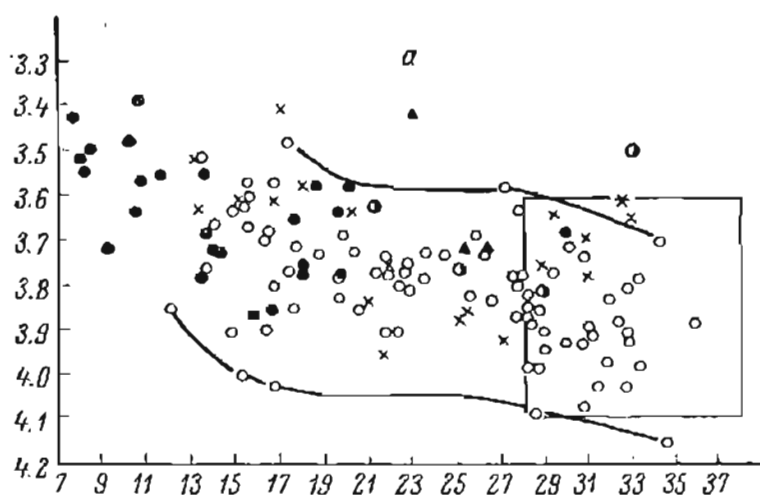


Рис. 15. Длина самого длинного луча грудного плавника.

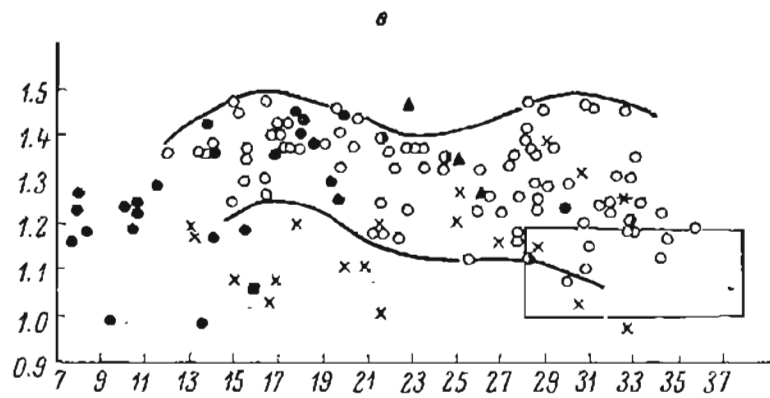


Рис. 16. Длина колючки брюшного плавника.

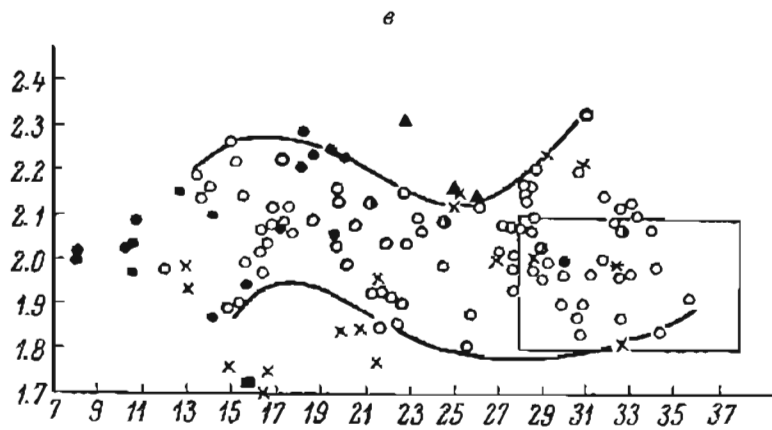


Рис. 17. Длина самого длинного луча брюшного плавника.

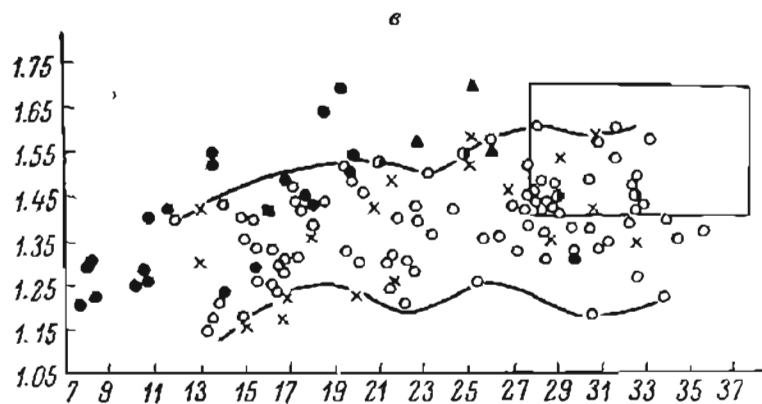


Рис. 18. Толщина тела.

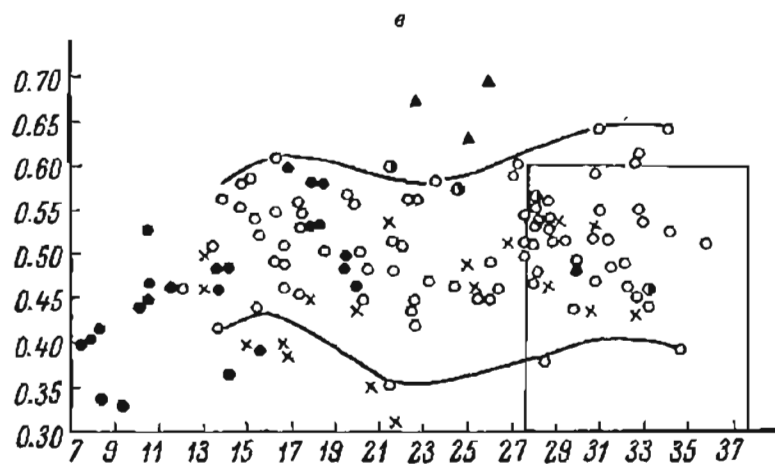


Рис. 19. Расстояние от ануса до начала анального плавника.

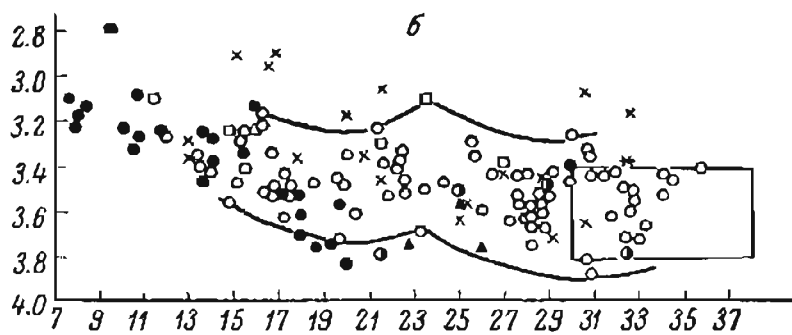
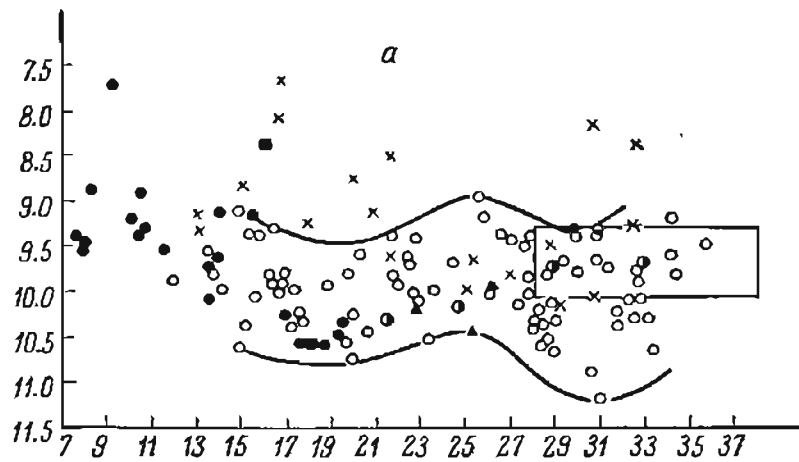


Рис. 20. Диаметр орбиты.

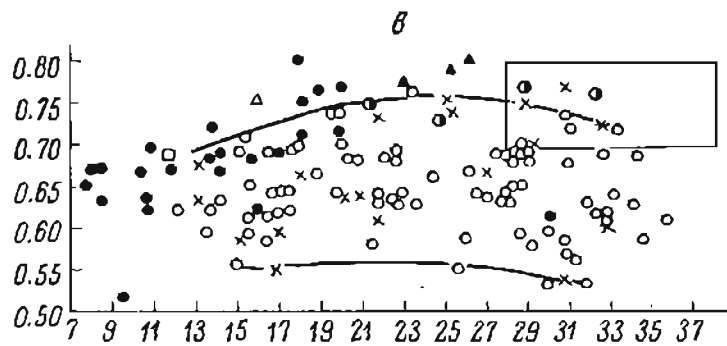
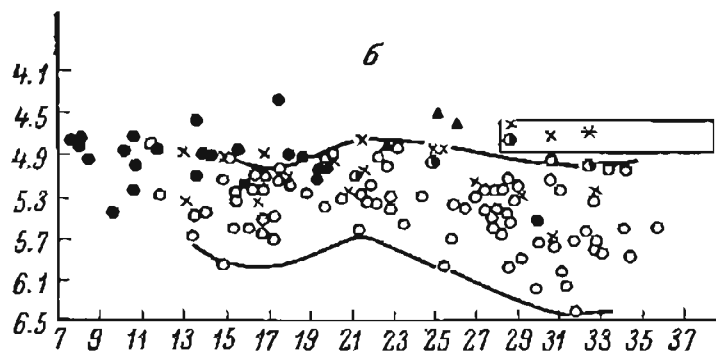


Рис. 21. Межглазничное пространство.

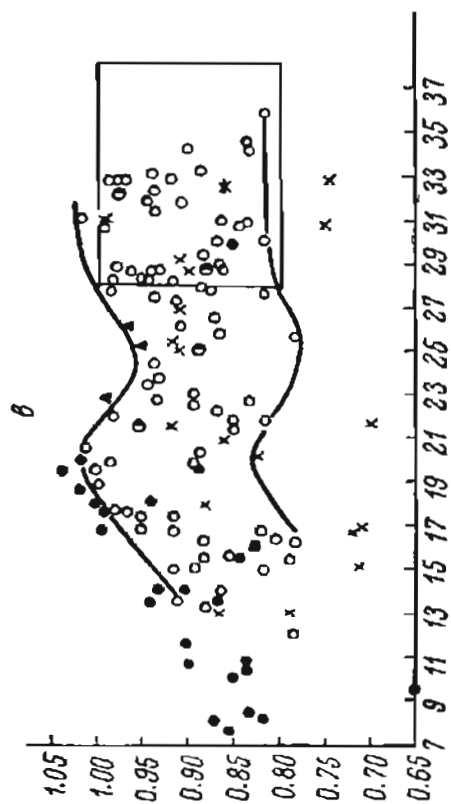
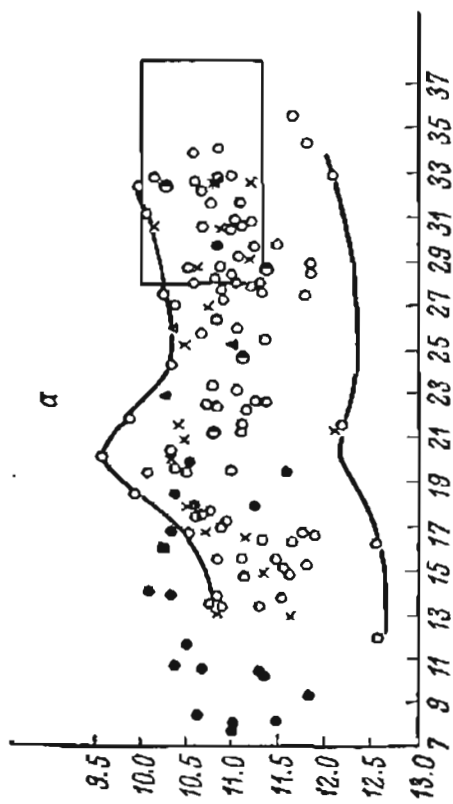


Рис. 22. Длина рыла.

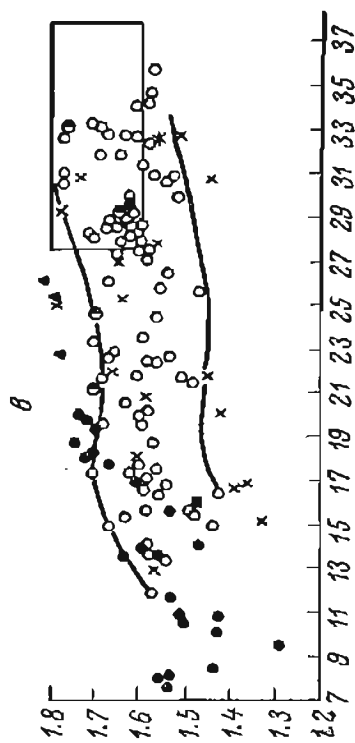
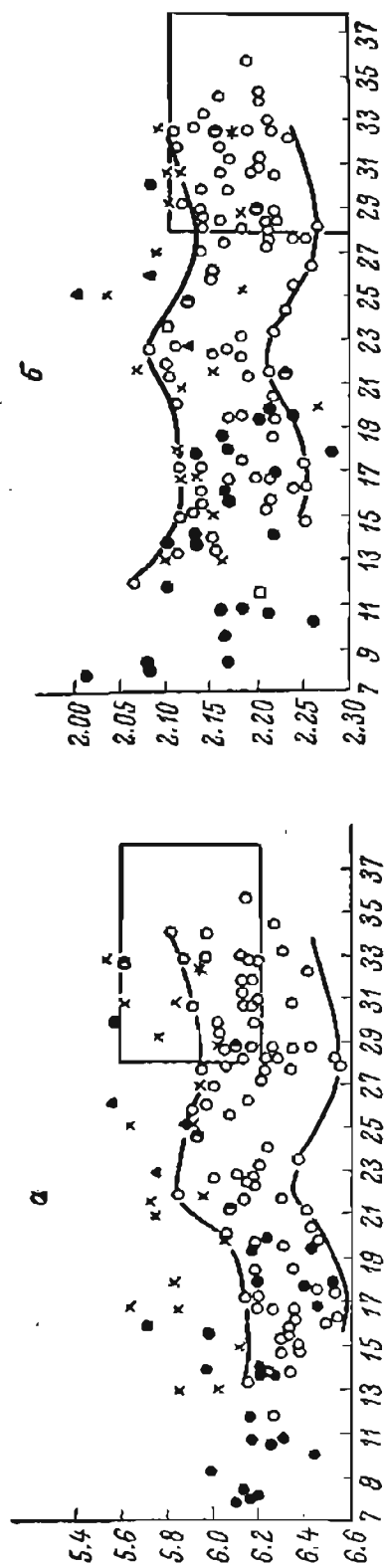


Рис. 23. Длина верхней челюсти.



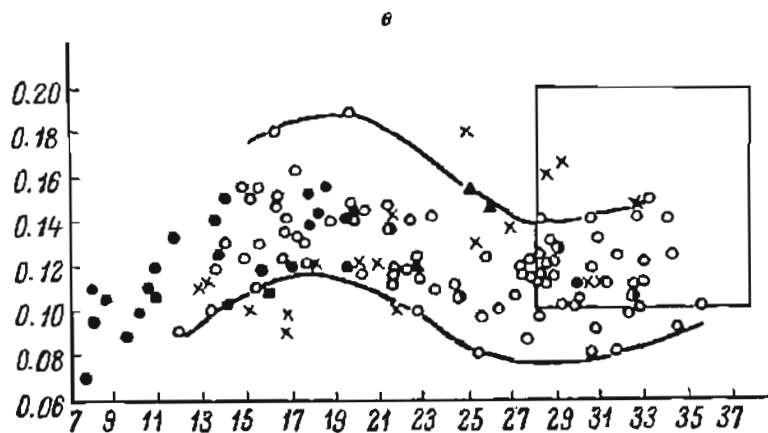


Рис. 24. Ширина подглазничного кольца в самом узком месте.

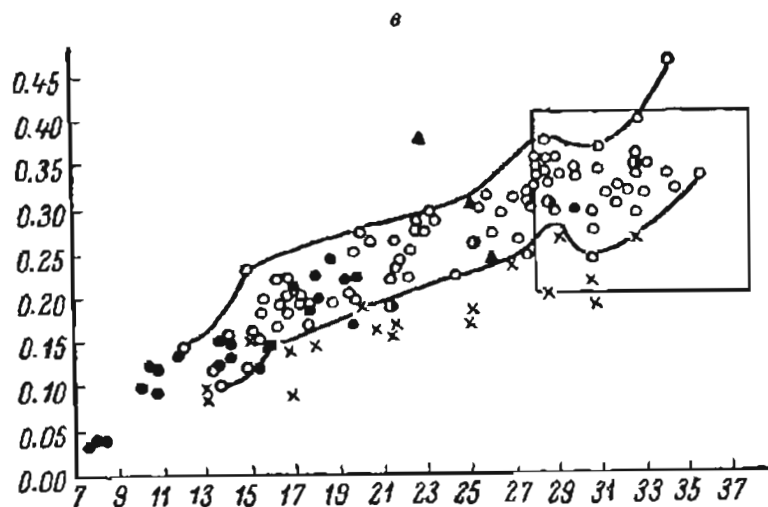


Рис. 25. Расстояние, на которое нижняя челюсть выдается вперед за верхнюю.

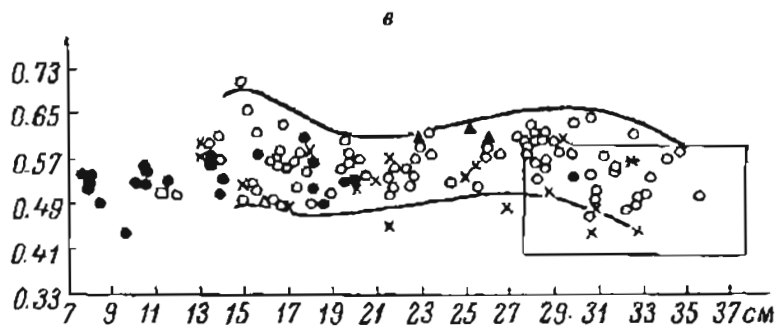


Рис. 26. Длина самой длинной жаберной тычинки.

В результате отработки таких серий будут созданы специальные шкалы, так что в карточке полевого анализа останется лишь проставить соответствующий номер рисунка в данной шкале. Включение основных отличительных признаков близких видов, подвидов и т. п. в карточки всех полевых анализов данных рыб обеспечило бы необходимую длительность наблюдений, их массовость, полноту охвата ими ареалов исследуемых форм, помогло бы повысить точность всех ихтиологических исследований.<sup>1</sup>

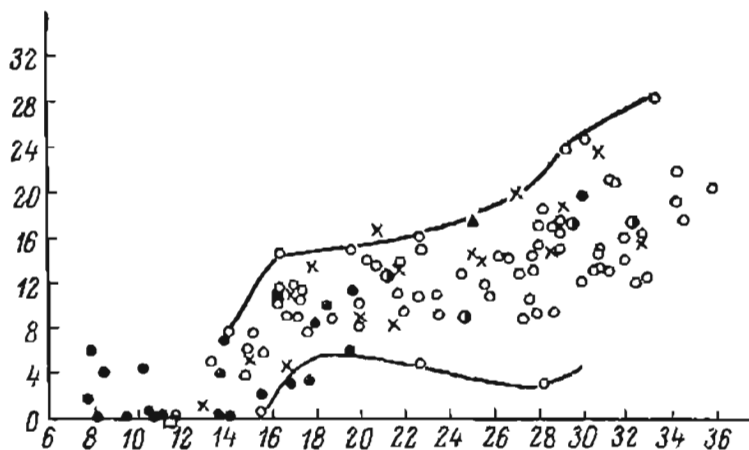


Рис. 27. Расстояние от конца второй колючки анального плавника до конца третьей колючки, в % длины третьей колючки.

Остальные условные обозначения те же, что и на рис. 1—26.

Серьезные и многочисленные неудачи, постигающие морфометрический метод на практике, способствуют похвальному стремлению к внедрению во внутривидовую систематику серологических, иммунологических и многих других методов. Однако, во-первых, все эти методы вряд ли могут нормально развиваться в отрыве от морфологического метода, а во-вторых, применение их совсем не такое простое дело, а результаты не столь окончательны, как поначалу казалось. Скорее всего, они призваны не заменять, а дополнять старый морфологический метод. К тому же этот метод далеко себя не исчерпал. Напротив, основные его возможности по существу еще и не использованы. Речь идет об изучении связи между строением рыбы и ее образом жизни, о постепенном подчинении схем промеров и просчетов решению прежде всего этой задачи и совершенствовании схем по мере углубления в нее. Процесс весьма нелегкий, но лишь в ходе его морфологические исследования начнут не только отвечать на вопрос, как отличаются друг от друга исследуемые группировки рыб, но и устанавливать, почему они так отличаются, подскажут нам еще не познанные особенности их образа жизни. Однако постановка проблемы связи функциональной морфологии с систематикой рыб, в частности внутривидовой, не входит в задачу данной статьи.

Экземпляры тихоокеанского клювача из Олюторского залива и с побережья Командорских островов были собраны А. П. Андрияшевым. Экзем-

<sup>1</sup> Увеличилась бы и точность измерений. Дело в том, что при трупном окочении, замораживании и особенно фиксации рыбы пропорции ее тела подвергаются довольно сложным изменениям (Барсуков и Световидов, 1966). Конечно, в любом случае была бы полезна предварительная тренировка с целью максимального сокращения расхождений в однородных измерениях одной и той же рыбы, сделанных дважды одним и тем же лицом, а также разными лицами. В приведенных материалах по тихоокеанскому клювачу подобные ошибки при двукратных измерениях обычно не выходили за пределы значка, соответствующего данному измерению на графике. Изменения же пропорций тела, вызванные фиксацией тихоокеанских клювачей, несомненно, были заметно меньше изменений, происходивших под влиянием суммы других факторов.

пляр с побережья Британской Колумбии и штата Орегон получены от докторов Н. Вилимовского (Университет Британской Колумбии), С. Уэстрхайма (Биологическая станция Нанаймо) и Р. Розенблата (Институт Скрипса в Калифорнии). Экземпляры из коллекций Московского университета измерены при содействии А. А. Световидовой. Доктор Уэстрхайм недавно прислал мне цветной фотоснимок типового экземпляра *Sebastes paucispinosus* Matsubara и экземпляр описанного им нового вида *Sebastes reedi*. Рад выразить им всем мою искреннюю благодарность.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Барсуков В. В. 1961. Некоторые наблюдения над синей зубаткой (*Anarhichas latifrons* Steenstrup et Hallgimmsen). *Вопр. ихтиол.*, 1, 1 (18) : 19—20.
- Барсуков В. В. 1964. Внутривидовая изменчивость у тихоокеанского морского окуня.<sup>2</sup> *Тр. Всесоюз. н.-иссл. инст. морск. рыбн. хоз. и океаногр.*, 49 : 231—252.
- Барсуков В. В. и А. Н. Световидов. 1966. Изменение длины и пропорций тела рыб при фиксации. *Вопр. ихтиол.*, 6, 3 (40) : 468—476.
- Киселев И. В. и Т. Г. Короткевич. 1962. О внутривидовых отношениях у карпа. В сб.: *Проблема внутривидовых отношений организмов*, Томск : 229—231.
- Любимова Т. Г. 1961. О морском окуне зал. Аляска. *Рыбн. хоз.*, 9 : 27—30.
- Лягина Т. Н. 1967. Об изменении морфологических признаков плотвы Можайского водохранилища. *Вопр. ихтиол.*, 7, 6 (47) : 1119—1123.
- Никанорова Е. А. 1967. Неоднородность популяций озерного судака *Lucioperca lucioperca* L. *Вопр. ихтиол.*, 7, 4 (45) : 585—591.
- Evermann B. V. a. E. L. Goldsborough. 1907. The fishes of Alaska. *Bull. Bureau Fish.*, 26 : 219—360.
- Gilbert C. H. 1891. Scientific results of exploration by the US Fish commission steamer Albatross, № XII. A preliminary report on the fishes collected by the steamer Albatross on the Pacific Coast of North America during the year 1889, with description of twelve new genera and ninety-two species. *Proc. US Nat. Mus.*, 14: 49—126.
- Kubota D. 1961. Morphology of the loach, *Misgurnus anguillicaudatus* (Cantor). IV. Relation between the variation of morphological characters and the environmental conditions. *J. Shimonoseki Coll. Fish.*, 2, 1 : 127—140.
- Lundbeck J. 1961. Untersuchungen über die Körperproportionen beim Kabeljau. *Arch. Fischereiwiss.*, 12, 1—2 : 1—24.
- Matsubara K. 1943. Studies on the Scorpaenoid fishes of Japan. Anatomy, phylogeny and taxonomy. *Trans. Sigenkagaku Kenkyusyo*, 1, 2 : 1—486.
- Misik V. 1962. Prispelok k poznaniu sezónnej menlivosti plastických znakov pleskaca vysokého, *Abramis brama* (L.). *Zool. Lysti*, 2, 1 : 65—70.
- Nursall J. R. 1958. The caudal fin as a hydrofoil. *Evolution*, 12, 1 : 116—120.
- Ovchinnik M. M. 1962. The use of scales and bones for age determination of the Great Lake whitefish, *Coregonus clupeaformis clupeaformis* (Mitchill). *Zool. Anz.*, 169, 5—6 : 198—217.
- Phillips J. B. 1957. A review of the rockfishes of California (family *Scorpaenidae*). *Fish Bull.*, State of California, 104 : 1—158.
- Westrheim S. J. a. H. Tsuyuki. 1967. *Sebastes reedi*, a new scorpaenid fish in the northeast Pacific Ocean. *J. Fish. Res. Board Canada*, 24, 9 : 1945—1954.

<sup>2</sup> Тихоокеанским морским окунем без согласования с автором назван тихоокеанский клявач.

**В. М. К о р о в и н а**

**ЗАВИСИМОСТЬ РАЗВИТИЯ ХРЯЩЕВЫХ ЭЛЕМЕНТОВ ЧЕРЕПА  
КОСТИСТЫХ РЫБ ОТ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ НАГРУЗКИ  
И ПИЩЕВОГО РЕЖИМА**

При изучении хондрокраниума у личинок нескольких видов костистых рыб много было обращено внимание на не описанную пока в литературе асинхронность развития у них некоторых гомологичных элементов черепа. Различия в скорости развития гомологичных органов относятся к явлениям гетерохроний. Гетерохронии, на которые обратили внимание еще в XIX в. эволюционисты, отмечались морфологами-эмбриологами и у беспозвоночных, и у позвоночных. В настоящее время они привлекли внимание исследователей многих биологических специальностей: гистологов, физиологов, антропологов, палеонтологов. История изучения гетерохроний освещена в работах С. В. Емельянова (1961, 1963) и Б. С. Матвеева (1959). Оба автора справедливо отмечают, что несмотря на то что описано немало случаев разных гетерохроний у многих животных, проблема эта еще полностью не разрешена.

Известно, какое большое значение для разработки эволюционной морфологии придавал А. Н. Северцов (1922, 1949) закономерностям индивидуального развития. Не рассматривая гетерохронии как самостоятельный способ филогенетического изменения органов и считая, что в общем филогенезе животных они играют второстепенную роль, он поставил вопрос об их функциональном значении. В том же аспекте рассматривали гетерохронии и ученики А. Н. Северцова И. И. Шмальгаузен (1915, 1938, 1939), С. В. Емельянов (1939, 1941, 1948, 1961, 1963) и Б. С. Матвеев (1940, 1959). Многие работы этих исследователей посвящены изучению гетерохроний у рыб. С. В. Емельянов и Б. С. Матвеев описали и проанализировали ряд гетерохроний при развитии некоторых элементов позвоночника в онтогенезе различных костистых рыб. Учитывая экологические особенности, изучала гетерохронии у личинок рыб А. И. Любичкая (1952), выявившая прямую зависимость сроков закладки брюшных плавников от времени начала функциональной нагрузки.

Развитие и строение позвоночника некоторых костистых рыб в связи с их образом жизни в разных условиях рассматривается в работе Гангули и Бисванш (Ganguly a. Biswanth, 1962). Что касается развития и строения хондрокраниума, то в литературе имеются его описания для многих костистых рыб, в частности и для некоторых избранных нами в качестве объектов исследования. Так, например, развитие черепа лосося дано Паркером (Parker, 1873) и Биром (Beer, 1927), а черепа карпа — Биром (Beer, 1937). Строение и развитие ротового аппарата, в частности его скелета у сазана

и леца, изучено в экологическом плане Е. Ф. Еремеевой (1948). Однако ни в одной из известных нам работ не обращалось специального внимания на различия в темпах гистогенеза хрящевых элементов черепа рыб, замещающихся костью в зависимости от их функциональной нагрузки.

А. Н. Северцов высоко оценивал значение гистологических материалов для развития и конкретизации эволюционного учения (Кнорре, 1946), но, к сожалению, как справедливо отметила К. Е. Громцева (1946), хрящевая ткань вообще, а в функциональном аспекте особенно исследовалась незаслуженно мало. При этом преимущественно было обращено внимание на хрящевую ткань высших позвоночных и человека. Первые попытки дать функциональное объяснение наблюдаемым в хряще структурам были сделаны Шаффером (Schaffer, 1901, 1916), а затем Беннинггофом (Benninghoff, 1925), Хенкелем (Henckel, 1932), Амприно и Байрати (Amprino a. Bairati, 1933). Специальным исследованием развития хряща в зависимости от функциональной нагрузки занимались Е. С. Данини и его ученики Е. Н. Громцева и Н. Р. Амосова. Данини и Колодкина (1945, цит. по: Громцева, 1949) выявили, что развитие зрелых структур хряща кошки идет параллельно степени механического воздействия. О роли механических факторов в гистогенезе опорных тканей в связи с работами Е. С. Данини А. Я. Фриденштейн (1958, стр. 85) писал: «Следует отметить, что старые представления о механических факторах как о решающем гистогенетическом моменте в развитии скелета (Roux, 1895), вероятно, не соответствуют действительности. Вместе с тем многочисленные факты убеждают в том, что механические условия не только определяют анатомическую структуру развивающихся костных балок, но что, как отмечает Данини (1946), существует зависимость в развитии того или иного типа опорных тканей от характера действующих механических сил».

К. Е. Громцева (1949, 1950) показала, что развитие одинаковых структур гиалинового хряща происходит у человека в разных органах неодновременно. Ею была установлена определенная зависимость степени развития опорной структуры от функциональной нагрузки органа. Н. Н. Третьяков (1959) показал, что ранняя функциональная нагрузка хрящевых элементов скелета ускоряет процесс его окостенения. Влияние хрящевой ткани на рост костей установил А. Л. Дрейер (1963). Роль функциональной нагрузки для морфогенеза суставных хрящей экспериментально была выявлена Ф. А. Волинским (1968). Большое значение функции в формировании опорных тканей, в том числе хрящевой, придавал А. В. Румянцев (1958).<sup>1</sup>

Особняком среди работ, посвященных исследованию хряща высших позвоночных, стоит работа В. А. Блинова (1938), изучавшего развитие его у уток. Автор пришел к выводу, что скорость дифференцировки хряща зависит только от времени его закладки.

Дефинитивный гиалиновый хрящ высших позвоночных — это хрящ с хорошо развитым межклеточным (промежуточным, основным) веществом.

Шаффер (Schaffer, 1930), материалы которого о низших позвоночных вошли в монографию А. В. Румянцева (1958), относил хрящи взрослых амфибий также «к типу хрящевой ткани, богатой основным веществом. В личиночных стадиях хрящевая ткань амфибий представлена преимущественно хрящами, бедными основным веществом. Обычно после метаморфоза хрящ, бедный основным веществом, или „клеточный“ хрящ . . . превращается в хрящ, богатый основным веществом. Мы вполне согласны

<sup>1</sup> Монография выдающегося гистолога А. В. Румянцева «Опыт исследования эволюции хрящевой и костной тканей» была закончена автором в 1945 г., а опубликована посмертно только в 1958 г. В нее не вошли материалы работ Е. С. Данини и его учеников.

с Шаффером, который рассматривает хрящи, бедные основным веществом, как онтогенетическую предстадию хряща, богатого основным веществом. . .» (Румянцев, 1958, стр. 108). Позднее гистогенез хрящевой ткани черепа амфибий изучала Н. Р. Амосова (1956). В ее работе не указано, развитие каких именно хрящей головы травяной лягушки подвергалось исследованию, но интересно сообщение автора, что у взрослых особей сохраняются хрящи различной степени зрелости. На зависимость темпов дифференцировки хрящевой ткани от функциональной нагрузки у хвостатых амфибий указано в работах Е. Д. Регель (1964, 1968).

Характеризуя хрящевую ткань костистых рыб, А. В. Румянцев (1958, стр. 102) писал: «В эмбриональном состоянии, вплоть до стадии замещения хряща костью хрящевая ткань почти всех костистых рыб образована хрящом, бедным основным веществом, который Шаффер (1930) называет клеточным хрящом. . . И лишь в тех случаях, когда хрящ сохраняется, не замещаясь костью, этот клеточный хрящ, который мы предлагаем назвать эмбриональным, превращается в настоящий гиалиновый хрящ, богатый основным веществом». Таким образом, хрящи с малым количеством межклеточного вещества рассматривались как онтогенетические и филогенетические предстадии хряща им богатого.

В настоящей статье произведено сопоставление темпов развития некоторых гомологичных хрящевых элементов черепа у личинок нескольких видов костистых рыб из семейств *Clupeidae*, *Salmonidae* и *Cyprinidae* и сделана попытка осмыслить в свете учения А. Н. Северцова имеющие место гетерохронии.

Объектами исследования послужили личинки следующих видов: *Sardinella aurita* Val., балтийского лосося *Salmo salar* L., кумжи *S. trutta* L., радужной форели *S. irideus* Gibb., чира *Coregonus nasus* (Pall.), сига волховского *C. lavaretus baeri* Kess., роушинского гибридного карпа *Cyprinus carpio carpio* L. × *C. carpio haemulonius* Temm. et Schl., леща *Abramis brama* (L.). Пользуюсь случаем выразить большую благодарность А. Н. Световидову, В. С. Кирпичникову, Е. Н. Димитриевой, А. Н. Любичкой, Е. А. Дорофеевой, Г. А. Головкову и Л. И. Лебедевой за предоставленный для работы материал, а В. И. Природной за изготовление фотографий с микроскопических препаратов.

Изучалось развитие некоторых хрящевых элементов осевого и висцерального черепа, которые замещаются костью. Для суждения об относительной скорости развития элементов черепа использовались характеристики известных стадий развития хрящевой ткани. Так как к моменту вылупления у зародышей изучаемых видов исследуемые элементы черепа уже прошли мезенхимную стадию, практически различались две стадии развития хряща: прохондральная и протохондральная (Заварзин, 1932). Прохондральная стадия развития хрящевой ткани соответствует III стадии по классификации А. В. Румянцева (1958) — хрящу «эмбрионального типа» и «клеточному» хрящу Шаффера (Schaffer, 1930). Основного вещества мало, оно в виде тонких перегородок отделяет клетки хряща друг от друга. Протохондральная стадия соответствует IV стадии А. В. Румянцева — «дефинитивному хрящу», характеризуется увеличением и дифференциацией основного вещества, а также образованием изотепных групп.<sup>2</sup>

У исследованных костистых рыб хрящевая ткань всех или некоторых элементов черепа, подлежащих окостенению, вопреки существующим представлениям (Schaffer, 1930; Румянцев, 1958), на последнем этапе своего развития богата основным веществом. Так, хрящи осевого и висцерального черепа личинок исследованного вида сем. сельдевых, а также представителей сем. лососевых перед замещением их костной тканью характеризуются относительно большим количеством основного вещества (рис. 1). При этом у лососей (р. *Salmo*) нарастание его массы в некоторых элементах

<sup>2</sup> Детальную характеристику стадий развития хрящевой ткани см. в трудах А. А. Заварзина (1932) и А. В. Румянцева (1958).

череп начинается еще в эмбриональный период. Например, у только что вылупившихся личинок кумжи хрящевая ткань трабекул, соединенных с парахордалиями, обладала уже относительно большим количеством основного вещества, находясь на протохондральной стадии развития. На той же стадии развития находился и хрящ передней и медиальной частей слуховых капсул. В слуховых капсулах вылупившихся личинок лососей хрящевая ткань тоже характеризовалась относительно большим количеством основного вещества (рис. 2). В элементах висцерального скелета у вылупившихся личинок кумжи и лососей хрящевая ткань находилась на более ранней стадии развития — прохондральной (Коровина и др., 1965). У только что вылупившихся личинок волховского и баунтовского сигов, а также чира в основании осевого черепа еще не было единой хрящевой пластинки, но трабекулы с парахордалиями уже срослись и хрящевая ткань их была на очень ранней протохондральной стадии (рис. 3). Хрящевые элементы висцерального черепа лишь слегка отставали от них в развитии, находясь на поздней прохондральной стадии. Наиболее продвинутым в развитии был хрящ ушной капсулы (рис. 4).

Характер дальнейшего развития хрящевой ткани в черепе личинок лососей и сигов определяется особенностями биологии их постэмбрионального развития.

Основной морфогенез у лососей происходит в течение I этапа, когда личинки находятся в буграх и к моменту выхода из грунтовых гнезд у них уже выражены черты дефинитивного строения. Через несколько дней после вылу пления у личинок лососей и кумжи, содержавшихся в аквариумах с температурой воды 8—10°, количество основного вещества в хрящевых элементах жаберных дуг, на которых развиваются жаберные лепестки (керато- и эпибранхиале), значительно увеличилось. Но хотя они и вступили в протохондральную стадию, на продольных и на поперечных срезах все же было четко видно их отставание в развитии от хрящевых элементов осевого черепа (рис. 5). Аналогичное явление наблюдается и у форели. У нее в начале первого этапа хрящевая ткань осевого черепа имеет много межклеточного вещества, тогда как в хряще жаберных дуг его мало (рис. 6). К концу первого личиночного этапа, когда желтка в желточном мешке уже немного, в основании осевого черепа форели хрящ дегенерирует, начнутся процессы окостенения. В это время хрящевая ткань скелетных элементов жаберных дуг, несущих жаберные лепестки, находится на протохондральной стадии (рис. 7), а фаринго- и гипобранхиале, так же как и базибранхиале, — на ранней протохондральной и даже на прохондральной.

Причины несинхронного развития хрящевой ткани черепа надо искать в биологии развития личинок этих рыб, в становлении функций отдельных элементов скелета их головы.

Основной фактор, определяющий развитие осевого черепа, — головной мозг. Под влиянием развивающегося головного мозга формируется защищающий его осевой череп — нейрокраниум. Темп развития висцеральных дуг определяется их специфическими нагрузками. У лососей основные органы дыхания ранних личинок — сеть кровеносных сосудов на желтке, ложные жабры и жаберные лепестки, непосредственно омываемые водой. Обладая большим запасом питательных веществ, личинки в течение I этапа развиваются за счет эндогенных ресурсов.<sup>3</sup> Поэтому изменения просвета ротожаберной полости и связанные с ним движения элементов висцерального аппарата, происходящие при захватывании и продвижении пищи в кишечный тракт, в этот период жизни у личинок отсутствуют.

<sup>3</sup> В условиях папей инкубации вес желтка по отношению к весу всей личинки в момент вылупления у лососей составлял 84, у кумжи 81, а у форели был близок к 70%.

Таким образом, скелетные элементы висцерального черепа в течение I этапа личиночного развития несут относительно малую нагрузку и их хрящевая ткань развивается медленно, но тем не менее она проходит все стадии развития, свойственные гиалиновому хрящу, и перед замещением ее костью богата основным веществом.

В отличие от лососей у личинок сигов основной морфогенез осуществляется не только при эндогенном, а и на этапах смешанного и всецело экзогенного питания.

Личинки сигов по сравнению с личинками лососей имеют небольшой желточный мешок.<sup>4</sup> Выклюнувшиеся личинки сиговых сразу начинают активно двигаться и рано брать корм. Сроки начала экзогенного питания находятся в прямой зависимости от температуры. В экспериментальных условиях при температуре 14—17° и волховский сиг, и чир начинают брать корм на 2—3-й день, а при температуре 5—7° — на 5—6-й (Европейцева, 1949; Коровина и др., 1967). В связи с этим наиболее быстро у сигов из элементов висцерального скелета развиваются челюстная и подъязычная дуги.

Органами дыхания выклюпавшихся личинок сиговых являются жаберные лепестки, омываемые водой, псевдобранхии и сосуды на поверхности желточного мешка. Жаберный аппарат сиговых как система насоса начинает действовать не скоро. Например, у волховского сига в температурных условиях, более или менее близких к природным, жаберная крышка полностью закрывает все жаберные дуги лишь в конце первого — начале второго месяца постэмбрионального развития, а у чира и того позднее. После вылупления основные хрящевые элементы жаберных дуг, несущие жаберные лепестки (керато- и эпибранхиале), развиваются более или менее синхронно с основанием нейрокраниума и его затылочной областью. Другие скелетные элементы жаберного аппарата, так же как у лососей, развиваются медленнее. Так, например, бази- и гипобранхиале 28-дневных личинок чира, развивавшихся при температуре 14—16°, у которых жаберный аппарат уже начал функционировать, были хрящевые, тогда как в кератобранхиале всех дуг, особенно в четвертой паре, активно шел процесс периостального окостенения. На развитие скелетных элементов жаберных дуг ранний переход сиговых к активному питанию, по-видимому, не оказывает сильного влияния. Некоторое ускорение процесса окостенения, наблюдаемое в IV жаберной дуге, вероятно, связано с развитием на ней верхнеголоточных зубов (рис. 8). Резкое ускорение развития жаберных дуг имеет место с момента установления жаберного дыхания definitiva типа.

Благодаря тому что морфогенез личинок сиговых, и в частности формирование у них хондрокраниума, происходит в отличие от лососей в основном когда они уже начали питаться экзогенно, удалось экспериментально установить зависимость строения хрящевой ткани от пищевого фактора (Коровина и др., 1968). В хрящевой ткани личинок сиговых, получавших корм в избытке, основное вещество было развито. При этом чем раньше начали личинкам давать корм, тем основного вещества было больше. Личинки того же возраста, содержащиеся в идентичных условиях, но не получавшие корма, существовали сначала за счет специальных питательных веществ (желток, жир), которые они расходовали значительно медленнее, чем личинки, начавшие питаться экзогенно. Затем они стали жить за счет своих дифференцированных тканей, в том числе и хрящевой (рис. 9). В первую очередь вследствие уменьшения цитоплазмы в клетках хряща возросло ядерно-плазменное отношение. Большие количественные

<sup>4</sup> Вес желтка по отношению к весу всей личинки в момент вылупления у исследованных сиговых колеблется от 20 до 30%.



изменения произошли с основным веществом. Оно настолько израсходовалось, что хрящевая ткань голодающих личинок по своему строению стала типичным «клеточным» хрящом (по: Schaffer, 1930). Алиментарная дистрофия быстрее возникает при повышенной температуре. При пониженной температуре личинки развивались медленнее и у них медленнее расходовались как специальные эндогенные питательные вещества, так и вещества их тканей. Так, например, у 18-суточных личинок волховского сига, развивавшихся при 5—7° и никогда не получавших корма, паракордалии срослись с трабекулами, но образования дна осевого черепа в виде единой пластинки еще не произошло (рис. 10). Хрящевая ткань находилась на ранней протохондральной стадии. Основного вещества в ней за счет эндогенного питания было несколько больше, чем в момент вылупления. При повышенной температуре (14—17°) у 18-суточных личинок (сытых и голодных) основание черепа уже было образовано одной хрящевой пластинкой, а количество основного вещества в хряще всецело определялось пищевым режимом (рис. 11). Аналогичная картина наблюдалась и у чира (рис. 12).

Таким образом, у изученных нами сиговых, своевременно начавших питаться экзогенно в нужном им количестве, хрящевая ткань хондрокраниума, замещающаяся костью так же, как у лососей, проходит все стадии развития, свойственные гиалиновому хрящу. Эндогенные группы, как правило, образованы двумя, реже четырьмя клетками.

У карповых рыб скорость формирования хрящевых элементов осевого и висцерального черепа, а также характер развития хрящевой ткани имеют свои особенности. Хрящевая ткань осевого черепа у гибридного карпа отстает в развитии от основных элементов челюстной, подъязычной и жаберных дуг. Развиваясь более медленно, хрящевая ткань осевого черепа проходит все стадии развития, свойственные гиалиновому хрящу. У 7-дневных личинок, выращенных в аквариуме в условиях избыточного питания и оптимальной температуры, не вполне сформированное основание осевого черепа образовано прохондральным хрящом (рис. 13). На 16-й день постэмбрионального развития в хрящевой ткани основания черепа (рис. 14) основное вещество развито (протохондральная стадия). Более богат основным веществом хрящ ушной капсулы этих личинок, находящийся на поздней протохондральной стадии. Много основного вещества в этмоидале (рис. 15).

Что касается хрящевых элементов висцерального скелета, то они развиваются не с одинаковой скоростью. Быстро развиваются хрящи челюстной и подъязычной дуг. Здесь рано образуются накладные кости. В подъязычной дуге в первую очередь дегенерация хряща происходит в гиомандибуляре (рис. 16), а затем уже в других элементах. В жаберном аппарате (так же как у лососевых) наиболее быстро развиваются элементы, несущие жаберные лепестки. На рис. 17 видно, что бази- и гипобранхиале отстают в развитии от кератобранхиале, в которых хрящевая ткань дегенерировала и идет процесс периостального окостенения. Характерной особенностью карпа в отличие от лососей и сигов является то, что в хрящевых элементах его висцерального скелета мало межклеточного вещества. Дегенерация хряща и процесс периостального окостенения жаберных дуг начинаются у рыб, выращиваемых в аквариуме, на прохондральной стадии («клеточный» хрящ, по: Schaffer, 1930). Особенно быстро развивается V жаберная дуга. В ней раньше, чем в других, начинаются процессы дегенерации хряща и окостенения (рис. 18). В гиомандибуляре этих личинок основного вещества немного больше, и стадия развития хрящевой ткани этого элемента, на которой начинается процесс окостенения, может быть охарактеризована как ранняя протохондральная. Интересно отметить, что в хрящевой ткани черепа личинок гибридного карпа, развивавшихся

в пруду, основного вещества на соответствующих стадиях развития в гомологичных элементах несколько больше, чем у личинок, выращиваемых в аквариумах в условиях оптимальной температуры при изобилии корма.

Отмеченное выше относительно медленное развитие хрящевых элементов осевого черепа и ускоренное развитие ряда хрящевых элементов висцерального у этого представителя карповых находит объяснение в биологических особенностях его личинок. Почти сразу же после вылупления личинки гибридного карпа начинают активно двигаться и на другой день уже питаются внешней пищей. Ранний переход к активному питанию способствует развитию челюстной, подъязычной и V жаберных дуг. Рот личинок гибрида большой, и вследствие ускоренного развития жаберной крышки они рано способны захватывать крупную и разнообразную пищу, что способствует их быстрому росту и развитию. Ускоренное развитие V жаберной дуги связано с ранним функционированием глоточных зубов. На рис. 19 видна связь V жаберной дуги с мышцами, обеспечивающими работу глоточных зубов. Следствием ранней и большой функциональной нагрузки дуги, особенно в природных условиях, является раннее ее окостенение. При этом дегенерация хрящевой ткани наступает раньше, чем в хряще образуется то количество основного вещества, которое характерно для протохондральной стадии. По сути дела данная стадия развития хрящевой ткани почти полностью выпадает. Четко это выражено и при развитии керато- и эпибранхиале I—IV жаберных дуг. Мощный стимул ускоренного развития этих элементов жаберного аппарата — раннее (на этапе C<sub>2</sub>) его функционирование.<sup>5</sup>

Представляло интерес сравнить характер развития хрящевых элементов черепа карпа с развитием гомологичных элементов в черепе какого-нибудь представителя того же семейства, для которого типично медленное развитие жабр, медленный рост жаберной крышки и поэтому — позднее установление жаберного дыхания дефинитивного типа.

Внешняя морфология личинок туводного леща из оз. Глубокое, избранного нами в качестве такого объекта исследования, на разных этапах развития описана Е. Н. Дмитриевой (1960). Они вылупляются на значительно более ранней стадии, чем личинки карпа. По наблюдениям Дмитриевой, в период вылупления у личинок еще нет жаберных дуг, грудные плавники имеют вид небольших складочек, а кишечник не имеет просвета, и только на 6-е сутки после вылупления они переходят на этап смешанного питания. Поскольку рот у них в отличие от личинок карпа маленький, незакрывающийся, интенсивность питания незначительна, и пока жаберная крышка полностью не прикроет жаберную полость, личинки питаются мелкими планктонными организмами, поштучно. Следствие всех этих особенностей — медленное развитие и рост молоди леща.

Исследование строения личинок леща разного возраста, проведенное на гистологических препаратах, показало, что в хрящевой ткани их осевого черепа, так же как у карпа, развито основное вещество (рис. 20, 21). В висцеральном же скелете наиболее интенсивно развиваются элементы челюстной, подъязычной и V жаберных дуг (рис. 22, 23). Начало этого процесса совпадает по времени с переходом личинок к экзогенному питанию. Дегенерация хряща наступает в этих элементах тогда, когда он находится в конце протохондральной или в начале протохондральной стадии. Ускоренное развитие V жаберной дуги связано с ранним функциониро-

<sup>5</sup> Ускоренное развитие жаберного аппарата свойственно и негибридному карпу (Брагинская, 1960). По данным С. Г. Крыжановского (1949), это характерно для многих родов сем. карповых.

ванием глоточных зубов. Таким образом, у леща в этих элементах висцерального скелета, так же как у карпа, под влиянием функциональной нагрузки имеет место ускоренное развитие хрящевой ткани с сокращением протохондральной стадии.

Иная картина наблюдается в I—IV жаберных дугах (рис. 21 и 23). В результате более поздней закладки и медленного развития всего жаберного аппарата в целом, который у леща начинает функционировать только на этапе Д<sub>2</sub>, в I—IV жаберных дугах очень медленно развивается хрящевая ткань. Здесь позднее, чем в осевом черепе и в других хрящевых моделях, наступает окостенение. Стимулом развития керато- и эпибранхиале I—IV жаберных дуг служит начало работы жаберного аппарата как системы насоса. Процесс дегенерации хряща и периостального окостенения начинается в первую очередь в керато- и эпибранхиале, когда хрящевая ткань в этих моделях находится на грани перехода из прохондральной стадии в протохондральную (рис. 24). Здесь сокращение процесса развития хрящевой ткани в противоположность тому, что наблюдалось у карпа, объясняется поздней закладкой и медленной дифференцировкой этих хрящевых элементов в силу долгого отсутствия функциональной нагрузки.

Ускорение у карпа морфогенеза многих хрящевых элементов висцерального скелета, а у леща — хрящевых элементов челюстной, подъязычной и V жаберных дуг — акцелерация. «Изменение в темпе онтогенетического развития (гетерохрония), — писал Северцов (1949, стр. 456), — приводит к образованию эмбриональных приспособлений. Ускорение (акцелерация) онтогенетического развития какого-нибудь органа позволяет этому органу начать функционировать раньше, чем это было возможно у предков данной животной формы». Северцов отмечал, что готовность органа к функционированию наступает тогда, когда по условиям существования данного животного этот орган делается ему необходимым. Существенное значение для конкретизации этого обобщения имели работы Б. С. Матвеева (1929) и С. В. Емельянова (1928) на рыбах. Матвеев при изучении развития передних позвонков и образования веберова аппарата карповых, а Емельянов при исследовании развития хондральных окостенений у костистых рыб показали, что некоторые элементы их скелета утратили в онтогенезе все хрящевые стадии. Прямо из мезенхимы развиваются костные элементы осевого скелета, являющиеся типичными хондральными окостенениями у близких форм.

В отличие от описанных С. В. Емельяновым и Б. С. Матвеевым акцелераций, имеющих место в туловищном отделе скелета рыб, в черепе карпа и леща происходит в связи с ранней функциональной нагрузкой не полное выпадение всех стадий развития хряща, а выпадение или резкое сокращение только протохондральной.

Замедление дифференцировки хрящевой ткани в керато- и эпибранхиале I—IV жаберных дуг леща, характеризующееся медленным развитием жаберной крышки и в связи с этим и более поздним началом функционирования жаберного аппарата, является онтогенетической ретардацией. Гетерохронии, возникшие под влиянием функциональных нагрузок или вследствие их отсутствия, в процессе дивергентной эволюции карповых закрепились в филогенезе и проявляются в онтогенезе у представителей разных подсемейств.

Описанные выше гетерохронии в развитии хрящевых элементов черепа со значительным сокращением гистогенеза хрящевой ткани наблюдались только у карповых и не наблюдались у сельдевых и лососевых. Это интересно сопоставить с материалами Емельянова (1930, 1961), показавшего, что выпадение хрящевых стадий в развитии скелета туловища, которое параллельно имеет место в различных группах позвоночных (костистые рыбы, амфибии), свойственно относительно высокоорганизованным фор-

мам, а у более примитивных не происходит или выражено слабо. У исследованного Емельяновым представителя р. *Salmo* дуги всех сегментов тела проходят хрящевые стадии.

Наблюдаемые закономерности развития хрящевых и костных элементов в черепе исследованных рыб полностью согласуются с высказанным А. Г. Кнорре (1946) положением о том, что предобразование костей хрящом имеет значение не только рекапитуляций, а и функциональное. Костная ткань предваряется хрящом не только вследствие того, что последний филогенетически более древний, но и потому, что в онтогенезе закладка хрящевого скелета, развивающегося быстрее, необходима для гистогенеза других тканей, например скелетных мышц.

Более полно проходят в онтогенезе стадии развития хрящевой ткани у относительно примитивных форм. В процессе эволюции, вероятно, происходит отбор рекапитуляций, имеющих адаптивное значение. И в тех случаях, когда требуется раннее функционирование, развитие идет быстрее и в процессе гистогенеза происходит ускоренная дифференцировка с выпадением стадий. Ускоренно и сокращенно могут развиваться и ценогенетические органы. Это довольно широко распространенное явление отмечено в онтогенезе разных животных многими авторами (Иванов, 1937; Казас, 1940; Кнорре, 1940; Цвилленева, 1940).

Таким образом, у исследованных сельдевых и лососевых хрящевая ткань осевого и висцерального черепа, а у карповых — элементов осевого черепа проходит все стадии развития, свойственные гиалиновому хрящу, и перед замещением ее костью богата основным веществом. Следовательно, представление о том, что у костистых рыб (Schaffer, 1930) в хрящевых моделях не развито межклеточное вещество — неправомерное распространение частного случая строения отдельных произвольно выбранных частей черепа некоторых видов на все элементы скелета всех костистых рыб.

Процессы дифференцировки хрящевых элементов висцерального и осевого черепа и замещения хрящевой ткани костью осуществляются по-разному в разных систематических группах, а также у одной и той же рыбы в разных частях черепа и обусловлены эколого-физиологическими особенностями вида.

Развитие хрящевой ткани зависит от некоторых внешних факторов, как абиотических (например, температура), так и биотических (пищевой режим). Было показано, что при голодании личинки сигов живут за счет своих дифференцированных тканей, в том числе и хрящевой. В первую очередь уменьшается, особенно быстро в условиях повышенной температуры, количество цитоплазмы в клетках хряща и межклеточного вещества. При алиментарной дистрофии хрящевая ткань личинок, в норме богатая основным веществом, имеет вид «клеточного» хряща по Шафферу (Schaffer, 1930).

В онтогенезе карповых рыб при развитии хрящевых элементов висцерального черепа имеют место гетерохронии — акцелерации и ретардации. Акцелерации связаны с ранним экзогенным питанием (карп, лещ) и ускоренным развитием жаберного аппарата (карп). Ранняя функциональная нагрузка хрящевых элементов висцерального черепа ускоряет процесс его окостенения, и при этом сильно сокращается или даже выпадает протондральная стадия развития хрящевой ткани. Ретардации наблюдались в хрящевых элементах жаберных дуг леща как следствие медленного развития жаберного аппарата в целом.

Исследование показало, что при изучении хрящевой ткани, замещающейся костью, необходимо учитывать не только гистогенетические рекапитуляции, но и функции хрящевых элементов в онтогенезе вида, и физиологическое состояние организма.

# ЛИТЕРАТУРА

- Амосова Н. Р. 1956. Гистологические наблюдения над развитием и строением некоторых хрящей лягушки. Арх. анат., гистол. и эмбриол., 33, 2 : 47—52.
- Аспиз М. Е. 1949. Способы замещения хряща костью у костистых рыб. ДАН СССР, 68, 1 : 153—156.
- Блинов В. А. 1938. О времени закладки и темпах дифференцировки хряща в различных органах эмбрионов птиц. Биол. журн., 7, 2 : 311—324.
- Брагинская Р. Я. 1960. Этапы развития культурного карпа. Тр. Инст. морфол. животных им. А. Н. Северцова, 28 : 129—149.
- Волынский Ф. А. 1968. Морфогенез суставных хрящевых пластов конечностей собак в норме и при экспериментальном нарушении их функций. Арх. анат., гистол. и эмбриол., 54, 5 : 3—13.
- Громцева К. Е. 1946. Возрастные изменения гиалинового хряща человека. Автореф. канд. дисс. Л.
- Громцева К. Е. 1950. Гистологические исследования хряща. Изв. АН СССР, сер. биол., 4 : 100—107.
- Данили Е. С. 1946. О факторах окостенения. Усп. соврем. биол., 21, 1 : 235—249.
- Дмитриева Е. Н. 1960. Этапы развития туловного лепца. Тр. Инст. морфол. животных им. А. Н. Северцова, 28 : 41—106.
- Дрейер А. Л. 1963. Динамика возрастных изменений суставного и эпиметафизарного хрящей в процессе роста трубчатой кости. Автореф. канд. дисс. Л.
- Евролейцева Н. В. 1949. Опыт выращивания молоди сигов, форели и лосося в прудах Рекстольского рыбноводного завода. Тр. Лабор. основ рыбоводства, 2 : 208—228.
- Емельянов С. В. 1928. Развитие ребер и соотношение их с позвоночником. IV. Русск. зоол. журн., 8, 2 : 3—73.
- Емельянов С. В. 1939. Последовательность в онтогенетическом появлении дуг позвонков у костистых рыб и выпадение хрящевой стадии при их развитии. ДАН СССР, 23, 9 : 971—973.
- Емельянов С. В. 1941. Гетерохронии в закладке сегментальных органов, их причины и следствия. ДАН СССР, 30, 8 : 765—767.
- Емельянов С. В. 1948. О филогенезе спинных и анальных плавников костистых рыб. Изв. АН СССР, сер. биол., 3 : 315—321.
- Емельянов С. В. 1961. Гетерохронии в закладке и темпе развития органов позвоночных и их связь с условиями развития животных. Тр. VI Всесоюз. съезда анатомов, гистол. и эмбриол., I. Киев : 55—63.
- Емельянов С. В. 1963. Гетерохронии в закладке органов позвоночных животных. Тр. Инст. морфол. животных им. А. Н. Северцова, 38 : 17—76.
- Еремеева Е. Ф. 1948. Строение и развитие ротового аппарата лепца, воблы и сазана. В сб.: Морфол. особенности, определяющие питание лепца, воблы и сазана на всех стадиях развития, Изд. АН СССР, М. : 54—143.
- Заварзин А. А. 1932. Курс общей гистологии. Медгиз, Л. : 7—368.
- Иванов П. П. 1937. Общая и сравнительная эмбриология. Биомедгиз, М.—Л. : 1—809.
- Казас О. М. 1940. Развитие аспидии *Dendrodoa grossularia*. Автореф. канд. дисс. Л.
- Кнорре А. Г. 1940. Дифференцировка эктодермы у птиц. Автореф. канд. дисс. Л.
- Кнорре А. Г. 1946. Вопросы эволюционной гистологии в свете учения А. Н. Северцова. Усп. соврем. биол., 21, 3 : 357—378.
- Коровина В. М., А. И. Любичкая, Е. А. Дорофеева. 1965. Влияние видимого света и темноты на скорость образования хрящевых элементов скелета костистых рыб. Вопр. ихтиол., 5, 3 (36) : 403—410.
- Коровина В. М., Л. П. Максимова, Л. И. Лебедева. 1967. Зависимость роста и развития личинок чира от пищевого режима. Изв. Гос. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., 64 : 57—73.
- Коровина В. М., Л. П. Максимова, Л. И. Лебедева, Т. И. Бурмакина. 1968. Зависимость роста и развития личинок волховского сига от срока перевода их на активное питание в разных температурных условиях. Изв. Гос. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., 67 : 136—164.
- Крыжановский С. Г. 1949. Эколого-морфологические закономерности развития карповых, вьюновых и сомовых рыб (*Cyprinoidei* и *Siluroidei*). Тр. Инст. морфол. животных им. А. Н. Северцова, 1 : 33—331.
- Любичкая А. И. 1952. Зависимость времени закладки брюшных плавников некоторых видов костистых рыб от условий существования. Изв. Естественнонаучн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, 65 : 114—122.
- Матвеев Б. С. (Matveiev B. S.). 1929. Die Entwicklung der vorderen Wirbel und des Weberchen Apparates bei *Cyprinidae*. Beitrag zu einer Theorie der Recapitulation der ancestralen Merkmale in der Ontogenese. Zool. Jarb., 51. Jena : 463—534.

- Матвеев Б. С. 1940. О смене функции и других типах преобразования формы и функции в онтогенезе (к вопросу об эколого-филогенетическом изучении онтогенеза). Журн. общ. биол., 1, 3 : 371—396.
- Матвеев Б. С. 1959. Проблема гетерохроний, т. е. разновременности (асинхронности) в процессах развития в свете учения Ч. Дарвина. Журн. общ. биол., 20, 5 : 359—369.
- Регель Е. Д. 1964. Развитие осевого хрящевого черепа и его связей с небно-квадратным хрящом у *Hynobius keyserlingii*. Тр. ЗИН АН СССР, 33 : 34—74.
- Регель Е. Д. 1968. Развитие осевого хрящевого черепа и его связей с верхним отделом челюстной дуги у *Ranodon sibiricus* (Hynobiidae, Amphibia). Тр. ЗИН АН СССР, 45 : 5—85.
- Румянцев А. В. 1958. Опыт исследования эволюции хрящевой и костной тканей. Изд. АН СССР, М. : 3—361.
- Северцов А. Н. 1922. Этюды по теории эволюции. 2-е изд. Гос. изд. РСФСР, Берлин : 1—310.
- Северцов А. Н. 1949. Морфологические закономерности эволюции. Изд. АН СССР, М. : 15—509.
- Третьяков Н. Н. 1959. Окостенение скелета овец породы советский меринос в течение внутриутробного развития. Тр. Инст. морфол. животных им. А. Н. Северцова, 23 : 146—187.
- Фриденштейн А. Я. 1958. Гистологические факторы костеобразования. Усп. соврем. биол., 46, 1 (4) : 75—91.
- Цвпленева В. А. 1940. Гистогенез соматической мускулатуры у циклопов и мипоги. Автореф. канд. дисс. Л.
- Шмальгаузен И. И. 1915. Развитие конечностей амфибий и их значение в вопросе о происхождении конечностей лаземных позвоночных. Из зап. импер. Моск. унив., отд. естественной истор., 37 : 1—263.
- Шмальгаузен И. И. 1938. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. Изд. АН СССР, М. : 3—139.
- Шмальгаузен И. И. 1939. Значение корреляций в эволюции животных. В сб.: Памяти акад. А. Н. Северцова, I, Изд. АН СССР, М.—Л. : 175—226.
- Amprino R. a. A. Bairati. 1933. Studi sulle trasformazioni delle cartilagini dell' uomo nell accrescimento e nella senescenza. Z. Zellforsch., 20, 1—2 : 143—205.
- Beer G. R. 1927. The early development of the chondrocranium of *Salmo fario*. Quart. J. Microscop. Sci., 71 (2) : 259—312.
- Beer G. R. 1937. The development of the vertebrate skull. Oxford : 119—130.
- Bennighoff A. 1925. Form und Bau der Gelenkknorpel in ihren Beziehungen zur Funktion. Zweiter. Teil: Der Aufbau des Gelenkknorpels in seinen Beziehungen zur Funktion. Z. mikr. Anat., 2 : 783—862.
- Ganguly D. N. a. M. Biswansth. 1962. On the vertebral column of the teleostean fishes of different habits and habitats. Anat. Anz., 110, 14 : 289—311.
- Henckel K. 1932. Über die funktionelle des Structur des Hyalinknorpels. Naturwissenschaften, 20, 30 : 557—560.
- Parker W. K. 1873. On the structure and development of the skull in the Salmon (*Salmo salar* L.). Philos. Trans. Roy. Soc., London, 163, 1 : 95—145.
- Schaffer J. 1901. Ueber der feiner Bau und Entwicklung des Knorpelgewebes und ueber verwandte Formen der Stützsubstanz. 1 Teil. Z. wiss. Zool., 70 : 109—170.
- Schaffer J. 1916. Ossificationsfragen (Transplantation und Unterkieferverknöcherung). Wien Klin. Wochenschr., 29 : 669—674.
- Schaffer J. 1930. Die Stützgewebe-Möllend. Handb. mikr. Anat. Mensch. Berlin, 2 : 1—390.

Е. А. Клебанова, Р. С. Полякова и А. С. Соколов

## МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ОРГАНОВ ОПОРЫ И ДВИЖЕНИЯ ЗАЙЦЕОБРАЗНЫХ

### ВВЕДЕНИЕ

Зайцеобразные (*Lagomorpha*), выделяемые в настоящее время большинством систематиков в самостоятельный отряд (Simpson, 1945; Ellerman a. Morrison-Scott, 1951; Grasse, 1955; Гуреев, 1964), продолжают привлекать внимание исследователей в силу целого ряда неразрешенных вопросов, связанных со своеобразием их образа жизни, морфологии и физиологии.

Отряд объединяет два ныне живущих хорошо очерченных семейства — *Lagomyidae* (пищухи) и *Leporidae* (зайцы), рано обособившихся от общего корня. Указанные семейства имеют целый ряд особенностей организации, свидетельствующих об общности их происхождения.

Зайцеобразные выделяются среди других млекопитающих рядом черт, связанных в первую очередь с типом их питания. Обширная литература посвящена исследованию признаков строения черепа и пищеварительной системы зайцеобразных — строению зубов, жевательной мускулатуры, пищеварительного тракта и т. д. (Gray, 1867; Forsyth-Major, 1899—1900; Филиппченко, 1916; Howell, 1924; Diel, 1932; Dice, 1933; Dice a. Dice, 1935; Гуреев, 1936; Лебедкина, 1957; Stohl, 1958; Schumacher a. Rehmer, 1962, и др.). Вместе с тем существенное значение в эволюции этой группы животных имели также приспособительные изменения двигательного аппарата, преобразования которого в известной степени связаны с таковым пищеварительной системы. Быстрый бег как средство защиты присущ всем представителям зайцеобразных, причем у видов сем. *Leporidae* он приобрел наиболее специализированный характер. Такая биологически значимая система, как органы движения, практически оставалась в стороне от основных исследований по данной группе животных. Известные нам исследования о строении органов движения зайцеобразных касаются в основном частных вопросов приспособления опорно-двигательного аппарата отдельных представителей отряда (Lyon, 1903—1904; Virchow, 1928; Camp a. Vogell, 1937; Дондогин, 1950). Между тем для выяснения значения этой системы в формировании общей организации зайцеобразных требовалось более углубленное рассмотрение строения органов движения с возможно более полным охватом представителей данной группы при одновременном учете особенностей движений животных и их экологии.

Анализ всех этих материалов, рассмотренных в совокупности, должен дать возможность выяснить, каковы те конкретные приспособительные

признаки, которые необходимы для выполнения жизненно важных движений различного характера, соответствующих условиям существования и установившихся в процессе исторического развития зайцеобразных.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для настоящей работы послужили скелет и мускулатура 11 видов зайцеобразных — пищух и зайцев фауны СССР (табл. 1). Кроме того, исследовано макро- и микростроение костей конечностей представителей *Pentalagus* и *Microlagus* из коллекций Зоологического института АН СССР.

Т а б л и ц а 1

### К характеристике использованного материала

Вид	Количество особей, использованных для изучения			Возраст, в годах	Место добычи животных
	скелета		мускулатуры		
	макро-строение	микро-строение			
Сем. <i>Lagomyidae</i> :					
Даурская пищуха . .	7	4	5	1	Приморский край
Малая » . .	5	3	4	1—2	Казахская ССР, ст. Басага
Монгольская » . .	5	4	5	1—2	То же
Большеухая » . .	3	2	2	1	Восточный Памир
Красная » . .	6	3	5	1—2	Заилийский Алатау
Северная » . .	4	3	—	1—2	Якутская АССР, пос. Анадырь
Сем. <i>Leporidae</i> :					
Толай . . . . .	4	6	3	1	Памир; Тянь-Шань
Дикий кролик . . .	3	2	3	1	Окрестности г. Херсона
Маньчжурский заяц	2	3	3	1	Приморский край, окрестности Владивостока
Беляк . . . . .	4	6	5	1—3	Иркутская и Ленинградская области
Русак . . . . .	4	3	5	1—2	Гурьевская обл.; Закавказье

Все исследованные животные, в том числе и дикий кролик, были пойманы непосредственно в природных условиях, причем большая их часть добывалась авторами во время экспедиционных поездок. Часть материала по большеухой пищухе, маньчжурскому зайцу и толаю предоставлена А. Д. Бернштейн, Г. М. Косыгиным и И. М. Фокиным, которым авторы выражают сердечную благодарность.

Большинство особей были половозрелыми с законченным синостозированием. Исключения составляли маньчжурский заяц и толай, добытые в возрасте до одного года.<sup>1</sup> Возраст устанавливался на шлифах трубчатых костей (Клебанова и Клевезаль, 1966).

У всех исследованных животных определялись пол, вес тела, длина тела, хвоста, стопы и уха. Для того чтобы получить представление о пропорциях конечностей, в значительной степени определяющих тип локомоции изученных животных, измерялись продольные размеры костей поясов и свободных конечностей. Кроме того, на рентгенограммах трупа животного в профиль определялись длина позвоночника и его отделов, а также продольные и поперечные размеры отдельных костей стопы и кисти. Специальные измерения проводились на всех костях поясов конечностей и длинных костях свободных конечностей.

С целью охарактеризовать форму костей, кроме продольных и поперечных размеров отдельных костей на разных уровнях (верхний и нижний эпифизы, середина диафиза, его минимальные размеры), устанавливалась также величина гребней, бугров, размеры головок и блоков, расположение суставных поверхностей, углы, определяющие положение суставных поверхностей к продольной оси кости, степень скручивания костей и пространственное расположение выступов.

<sup>1</sup> При более широком просмотре костного материала из коллекций остеологического хранилища ЗИН АН СССР также оказалось, что большинство зайцев были не старше 2 лет, за редким исключением они достигали лишь 4-летнего возраста.



На основании полученных материалов производилось вычисление продольно-поперечных размеров конечностей и отдельных костей относительно длины позвоночника (сумма длин шейного, грудного, поясничного и крестцового отделов), а также частных индексов, выражающих относительные размеры костей.

У каждой особи исследовалась также микроструктура основных костей конечностей (плечевой, локтевой, бедренной, большеберцовой), для чего изготавливались шлифы из средней части диафиза на всех указанных костях. На зарисовках шлифа под микроскопом с помощью планиметра определялась величина поперечного сечения компактного вещества, костномозговой полости и устанавливался показатель, характеризующий относительную толщину компактного вещества (отношение площади сечения компактного вещества кости к площади сечения кости). На шлифах выявлялась общая картина костной ткани, подсчитывалось число остеонов, определялся их характер, а также степень кровоснабжения кости и другие детали строения.

При изучении мускулатуры исследовались мышцы поясов и свободных передней и задней конечностей, а также основные мускулы спины. Учитывались вес отдельных мускулов и суммарный вес функциональных групп. Эти данные являлись основными показателями, характеризующими относительную силу мышц. Определялся вес мышечного брюшка без сухожилий и жировых отложений. При препаровке мышц учитывались их топография, места прикрепления, форма и степень дифференциации. При обозначении мускулов была принята номенклатура А. Ф. Климова (1955). Всего у каждой особи было исследовано более 90 мускулов, которые объединялись в функциональные группы соответственно их действию. Суждения о степени деятельности функциональных групп мускулов, а также отдельных мышц основывались преимущественно на их относительном весе, вычисленном в процентном выражении по отношению к весу тела или к весу всей мышечной массы мускулов каждой конечности. Все измерения мышц производились на животных, фиксированных в 3—5%-м растворе формалина.

Для суждения о том, являются выявленные отличия естественным следствием возрастания величины тела исследованных видов животных или могут рассматриваться как приспособления к определенному виду локомоторной деятельности, была использована формула относительного (аллометрического) роста, впервые предложенная О. Снеллом (Snell, 1891) и подробно разработанная для разных групп животных Д. Гексли (Huxley, 1932). Формула аллометрического роста выражает закономерность роста одного признака относительно другого, обычно части или органа тела по отношению к росту всего тела животного. В наиболее употребительном виде формула выглядит следующим образом:  $y = bx^a$ , где  $x$  — общие размеры тела (длина, вес) или других цельных признаков,  $y$  — размеры частей тела или других частных признаков,  $a$  — константа равновесия, или аллометрическая константа,  $b$  — константа начального роста, или интеграционная константа.

При графическом изображении полученных данных с помощью двойной логарифмической координатной системы, которой мы пользовались в данной работе, отдельные значения изучаемых признаков группируются вокруг прямой, положение которой определяется величиной аллометрической константы  $a$ , являющейся тангенсом угла наклона прямой  $\alpha$  ( $a = \operatorname{tg} \alpha$ ).  $\lg b$  определяет точку пересечения аллометрической прямой с осью  $y$ . Обе константы определялись нами по способу наименьших квадратов. Биологическое значение аллометрической константы  $a$  состоит в том, что она выражает скорость роста признака  $y$  относительно признака  $x$ .

Здесь возможны три случая:

- 1)  $a > 1$ ,  $\alpha > 45^\circ$  — положительная аллометрия (орган увеличивается быстрее, чем все тело в целом);
- 2)  $a < 1$ ,  $\alpha < 45^\circ$  — отрицательная аллометрия (орган увеличивается медленнее, чем все тело в целом);
- 3)  $a = 1$ ,  $\alpha = 45^\circ$  — изометрия (орган и все тело в целом увеличиваются с одинаковой скоростью).

Биологическое значение константы начального роста  $b$  не совсем ясно. Начиная с трудов Гексли, Нидхема и Лернера (Huxley et al., 1941) до работ недавних авторов (Bertalanffy, 1957; Röhrs, 1959) предлагалось использование различной классификации аллометрического роста в целях изучения эволюции животных, а также их систематического положения.

Мы пользовались константами аллометрического роста для более объективной количественной оценки изучаемых признаков. Те изменения признаков, которые отклонялись от аллометрической кривой, характерной для аналогичных признаков большинства родов семейств, мы рассматривали как имеющие приспособительное значение, а не связанные только с закономерным увеличением тела исследованных животных.

## ПОСТКРАНИАЛЬНЫЙ СКЕЛЕТ ЗАЙЦЕОБРАЗНЫХ

При рассмотрении материалов, характеризующих посткраниальный скелет зайцеобразных, наиболее бесспорные различия определились между представителями обоих сравниваемых семейств. Эти различия прежде

всего относятся к строению позвоночника, а также к соотносительным продольным размерам конечностей и их отделов, так как данные признаки в значительной степени определяют особенности движения животных, являясь устойчивыми и характерными для каждого вида. Весьма показательны также общее строение, форма и внутренняя структура отдельных костей.

### Позвоночный столб и грудная клетка

Строение позвоночника у пищух отличается от такового у зайцев по ряду признаков. Различны у них соотношения длин отделов, форма и число позвонков в них.

**Шейный отдел.** Как и у большинства млекопитающих, у зайцеобразных шейный отдел позвоночника состоит из семи позвонков. Самый крупный позвонок — эпистрофей с хорошо развитым гребнем. Тела позвонков уменьшаются каудально, и длина тела VI и VII шейных позвонков примерно в 1.6—1.8 раза больше, чем II позвонка. Хорошо развиты поперечно-реберные отростки.

Отношение длины шейного отдела к длине всего позвоночника колеблется в пределах от 12.2 у большеухой пищухи до 14.7% у монгольской (табл. 2). У зайцев это отношение составляет от 13.2 у толая до 15.1% у беляка. У кролика оно несколько меньше, чем у других зайцев — 12.8%. Заметного укорочения относительной длины шейного отдела по сравнению с зайцами, отмеченного Ц. Дондогиным (1950), мы не обнаружили. Неверно представление этого автора о том, что у пищух нет шейных изгибов и продольная ось шеи в целом является продолжением таковой черепа и плавно переходит в продольную ось тела. Действительно, у животного, сидящего в обычной позе, нет заметного перехвата между головой и туловищем и горизонтальная ось головы как бы продолжает таковую спины. Однако, как показывают рентгенограммы, у пищух резко выражен шейно-грудной изгиб.

**Грудной отдел.** Грудной отдел позвоночника у пищух и зайцев образован разным числом позвонков и имеет неодинаковую относитель-

Таблица 2

Относительные размеры отделов позвоночника зайцеобразных

	Пищухи					Зайцы				
	даурская	степная	монгольская	большеухая	красная	толай	ликий кролик	маньчжурская	русак	беляк
Общая длина позвоночника, в мм . . . . .	139.7	148.2	—	168.5	181.6	407.0	418.7	442.3	558.0	558.0
Длина позвоночника без хвоста, в мм . . . . .	122.7	130.5	—	148.0	158.1	307.0	323.0	349.3	431.5	448.6
Длина шейного отдела {	20.2	21.5	24.0	20.5	26.4	53.5	53.7	61.3	81.1	83.8
	в мм . . . . .									
Длина грудного отдела {	14.4	14.5	14.7	12.2	14.5	13.2	12.8	13.9	14.6	15.1
	в % к длине позвоночника . . . . .									
Длина поясничного отдела {	58.2	62.2	67.0	71.5	74.0	102.5	108.0	217.3	147.7	157.4
	в мм . . . . .									
Длина крестцового отдела {	41.7	42.1	41.1	42.9	40.6	25.3	25.8	27.0	26.5	28.2
	в % к длине позвоночника . . . . .									
Длина хвостового отдела {	27.5	27.6	31.0	34.0	36.1	112.5	116.7	127.7	148.5	155.6
	в мм . . . . .									
Длина хвостового отдела {	19.7	18.6	19.0	20.2	20.9	27.7	27.8	29.0	26.6	27.9
	в % к длине позвоночника . . . . .									
Длина хвостового отдела {	17.0	19.1	22.0	23.5	21.7	38.0	41.3	41.0	54.0	51.0
	в мм . . . . .									
Длина хвостового отдела {	12.0	12.4	13.5	13.9	12.0	9.3	9.9	9.2	9.7	9.1
	в % к длине позвоночника . . . . .									
Длина хвостового отдела {	17.0	17.7	19.0	19.7	23.4	100.5	95.7	93.0	126.7	109.4
	в мм . . . . .									
Длина хвостового отдела {	12.1	11.9	11.6	11.3	12.9	24.5	22.9	21.2	22.7	19.6
	в % к длине позвоночника . . . . .									

ную длину. У пищух насчитывается 17 грудных позвонков, у зайцев — 12. Длина грудного отдела у первых значительно больше, чем у вторых. У пищух его величина варьирует от 40.6% длины всего позвоночника у красной до 42.9% у большеухой, у зайцев — от 25.3% у толая до 28.2% у беляка.

Грудные позвонки у сравниваемых семейств различаются не только числом, но и формой. Как у пищух, так и у зайцев тела позвонков увеличиваются каудально, так же как и ширина их дуг. Тело первого грудного позвонка меньше последнего примерно в 2.2—2.5 раза. Хорошо развиты поперечные отростки. Что же касается остистых отростков, то у пищух они сравнительно слабо развиты, причем на семи последних грудных позвонках отростки сходны по форме с таковыми поясничного отдела. У зайцев же остистые отростки развиты мощно. Длина их убывает каудально, уменьшаясь по сравнению с длиной отростка второго грудного позвонка приблизительно в три раза. Остистые отростки трех последних позвонков по форме приближаются к аналогичным отросткам поясничного отдела.

Значительные различия наблюдаются в строении грудной клетки зайцев и пищух. В соответствии с относительно длинным грудным отделом у пищух грудная клетка длинная, продольно вытянутая, овально-округлой формы в поперечном сечении. Ребра узкие, округлые, со слабо развитыми бугорками. Количество их, как и число позвонков грудного отдела, значительно больше, чем у зайцев. Из 17 пар ребер восемь сочленяются с грудной, две пары хрящами нижних концов соединяются с брюшными частями впереди лежащих ребер, семь пар свободны. Стерниты относительно тонкие, уплощены дорсо-вентрально, размеры их уменьшаются каудально.

У зайцев же грудная клетка укороченная, глубокая, заметно сжата с боков. Ребра широкие, уплощенные, с хорошо развитыми бугорками и надбугорковыми отростками. Из 12 пар ребер восемь соединяются с грудной, две пары — с подлежащими ребрами, две пары свободны. Стерниты крупные, округлые в поперечном сечении, почти одинаковой длины.

**П о я с н и ч н ы й о т д е л** у пищух и зайцев состоит из неодинакового числа позвонков — пяти у пищух, семи у зайцев. Поясничный отдел у пищух относительно короче и слабее, чем у зайцев. Относительная длина его составляет от 18.6 (степная пищуха) до 20.9% (красная) длины позвоночника, у зайцев — от 26.6 (русак) до 29% (маньчжурский заяц).

Величина тел поясничных и последних грудных позвонков у пищух мало различается. У зайцев же мощно развитые поясничные позвонки значительно крупнее грудных.

Остистые отростки у пищух невысоки, поперечнореберные отростки короткие и широкие. Зайцы же отличаются довольно высокими остистыми отростками, высота которых слабо увеличивается к крестцу, хорошо развитыми, смотрящими вверх сосцевидными отростками, длинными, расширяющимися к концам поперечнореберными отростками. Три первых позвонка несут увеличивающиеся кзади острые вентральные отростки (их нет у пищух).

**К р е с т ц о в ы й о т д е л.** Крестцовая кость зайцеобразных образована слиянием четырех позвонков. У пищух она довольно длинная и узкая, со слабо развитыми крыльями. Остистые и сосцевидные отростки сливаются у этих животных в продольные гребни. Крестцовый отдел у них составляет от 12.0 (даурская, красная) до 13.9% (большеухая) длины позвоночника.

У зайцев же крестец значительно усилен, укорочен и расширен, имеет хорошо развитые крылья. Как остистые отростки, длина которых уменьшается кзади, так и сосцевидные у них не сливаются. Относительная длина крестцового отдела варьирует от 9.1 у беляка, до 9.7% у русака, наиболее длинен он у кролика (9.9%).

Хвостовой отдел. У пищух состоит из восьми-девяти мелких позвонков, скрытых под кожей. Видимого спаружи хвоста у этих животных нет. У зайцев хвост хорошо заметен и состоит из 15—16 позвонков. Длина их хвостового отдела примерно в два раза превышает таковую у пищух (11.3—12.9% у пищух, 19.6—24.5% у зайцев).

### Соотношение длин передней и задней конечностей

Длина передней конечности по отношению к длине тела у пищух колеблется от 46.04 (степная пищуха) до 50.7% (красная пищуха). У зайцев этот же показатель значительно больше — от 53.18 у дикого кролика до 66.7% у толая (табл. 3).

Длина задней конечности (по отношению к длине тела) у пищух составляет от 62.3 у степной пищухи до 70.62% у красной и возрастает у зайцев от 80.9 у дикого кролика до 96.8% у толая (табл. 3).

Т а б л и ц а 3

Относительная длина передних и задних конечностей, %

	Пищухи					Зайцы				
	паурская	степная	монгольская	большеухая	красная	толай	дикий кролик	маньчжурский	русак	беляк
Длина передней конечности (сумма физиологической длины всех отделов) к длине позвоночника без хвоста . . . . .	47.7	46.04	50.4	50.5	50.7	66.7	53.18	60.57	65.55	66.1
Длина задней конечности (сумма физиологической длины всех отделов) к длине позвоночника без хвоста . . . . .	64.46	62.3	64.0	69.05	70.62	96.8	80.9	90.85	90.37	93.24

Сравнение длины конечностей с длиной тела животного посредством формулы относительного роста показывает, что отношения этих параметров у обоих семейств носят характер интерспецифической аллометрии (табл. 4). Это означает, что увеличение относительной длины конечностей зайцев по сравнению с таковой пищух происходит не пропорционально возрастанию величины их тела и имеет функциональное значение.

Значения длины передней конечности пищух разных видов довольно тесно группируются вокруг аллометрической прямой с углом наклона,

Т а б л и ц а 4

Константы относительного роста длины конечностей зайцеобразных

		a	α	lg b
Длина передней конечности	пищухи . . . . .	1.4605	55°36'	—1.2949
	зайцы . . . . .	1.2702	51 48	—0.8980
Длина задней конечности	пищухи . . . . .	1.4473	55 20	—1.5783
	зайцы . . . . .	1.0675	46 50	—0.2179

равным  $55^\circ$ . Аналогичные величины для длины задней конечности пищух также располагаются близко к аллометрической прямой, наклоненной к оси абсцисс под углом  $55^\circ$ . Таким образом, очевидно, что по данному признаку пищухи представляют в общем довольно однотипную группу.

У представителей сем. *Leporidae* указанные отношения не так единообразны, хотя и здесь имеет место простая слабopоложительная аллометрия для значений длин передней и задней конечностей (угол наклона аллометрической прямой равен соответственно  $51$  и  $46^\circ$ ). Среди представителей сем. заячьих особенно отчетливо выделяется лишь дикий кролик, относительная длина конечностей которого заметно меньше, чем у близких к нему по величине тела маньчжурского зайца и толая.

Показательно также соотношение длин передней и задней конечностей. У пищух задняя конечность превышает переднюю по длине в 1.35 раза (табл. 5), у зайцев — в 1.40—1.50 раза. Наибольшие различия в длине конечностей наблюдаются у менее совершенных «бегунов» — маньчжурского зайца и дикого кролика, наименьшие — у быстробегающих видов (русака и беляка).

Т а б л и ц а 5

Сравнительная длина конечностей, %

	Пищухи					Зайцы				
	лаур- ская	стец- ная	мон- голь- ская	больше- ухая	крас- ная	толай	дикий кролик	маньч- жур- ский	русак	беляк
Длина передней конечности (сумма физиологической длины всех отделов).	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
Длина задней конечности (сумма физиологической длины всех отделов) . . .	136.5	135.0	133.0	136.5	135.0	144.4	151.7	151.0	138.0	139.0

### П р о п о р ц и и п е р е д н е й к о н е ч н о с т и

Отдельные звенья конечностей различаются у пищух и зайцев в разной степени.

Относительная длина лопатки, самой стабильной части передней конечности, у пищух и зайцев различается меньше, чем длина других звеньев передней конечности (табл. 6). Яснее выражены различия в плечевой кости, которая у пищух относительно короче, чем у зайцев (табл. 6). Лишь кролик среди представителей сем. *Leporidae*, очевидно, в связи с некоторой общностью черт локомоции имеет показатель, близкий к таковому пищух. Относительно короткая плечевая кость и у маньчжурского зайца.

Наиболее определенные различия у изученных форм имеются в длине предплечья. Они хорошо иллюстрируются относительной длиной лучевой кости, которая у представителей сем. заячьих значительно больше, чем у пищух (табл. 6). Особенно короткое предплечье у кролика и у маньчжурского зайца, но и у этих видов относительная длина предплечья больше, чем у пищух.

Кисть пищух также относительно короче, чем у зайцев (табл. 6). Среди зайцев лишь дикий кролик имеет короткую кисть.

Изменения пропорций отделов передней конечности у зайцеобразных выступают еще яснее, если сравнить их длину с длиной лопатки, приняв

Таблица 6

## Относительные продольные размеры отделов передней конечности, %

	Пищухи					Зайцы				
	даурская	степная	монгольская	большеухая	красная	толай	дикий кролик	маньчжурский	русак	беляк
Длина лопатки к длине позвоночника . . . .	16.2	14.7	14.8	15.3	15.7	18.5	17.3	17.1	17.7	17.6
Физиологическая длина плеча к длине позвоночника . . . . .	18.7	18.2	19.2	20.2	20.1	23.3	19.9	21.6	23.1	23.9
Физиологическая длина лучевой кости к длине позвоночника	15.0	14.6	15.5	16.5	16.6	26.9	19.3	21.7	26.1	25.1
Максимальная длина кисти к длине позвоночника . . . .	13.83	13.04	13.18	13.8	15.23	16.5	13.98	17.27	16.35	17.1
Максимальная длина метакарпалов III к длине позвоночника	6.15	5.06	5.18	5.54	5.72	7.5	6.28	7.94	7.51	7.91

последнюю за 100 (табл. 7). Самой длинной частью свободной конечности у пищух является плечо, предплечье короче, наиболее коротка кисть. У зайцев, за исключением кролика, длиннее других отделов предплечье, за ним следуют плечо и кисть. Дикий кролик по соотношению длин звеньев сходен с пищухами. У маньчжурского зайца плечо равно предплечью (табл. 6 и 7).

Таблица 7

## Размеры отделов передней конечности по отношению к длине лопатки, %

	Пищухи					Зайцы				
	даурская	степная	монгольская	большеухая	красная	толай	дикий кролик	маньчжурский	русак	беляк
Физиологическая длина плеча . .	124.3	125.4	129.0	132.0	131.0	130.5	115.0	125.4	130.4	136.0
Физиологическая длина лучевой кости . . . . .	100.6	101.3	104.0	109.0	101.0	148.0	111.3	125.5	147.0	148.5
Максимальная длина кисти . .	92.6	87.9	88.5	90.3	96.3	94.3	80.5	101.2	92.7	97.3
Максимальная длина метакарпалов III . . . .	41.2	34.6	34.9	36.1	36.1	41.5	36.3	45.9	42.5	45.0

## Пропорции задней конечности

Степень различий отдельных звеньев задней конечности также неодинакова у пищух и зайцев. Относительная длина таза, как и лопатки, у зайцеобразных различается незначительно. Так же как в передней конечности, все звенья задней у пищух относительно короче, чем у зайцев (табл. 8, 9).

Таблица 8

Относительные продольные размеры отделов задней конечности, %

	Пищухи					Зайцы				
	даурская	степная	монгольская	большееухая	красная	толай	дикий кролик	маньчжурский	русак	беляк
Длина таза к длине позвоночника	21.7	20.5	22.6	22.2	22.5	23.0	23.7	24.2	22.5	21.5
Физиологическая длина бедра к длине позвоночника . . .	20.8	20.6	21.3	22.7	22.98	28.9	25.2	27.7	27.7	28.0
Физиологическая длина большой берцовой кости к длине позвоночника . . .	23.1	22.6	24.0	26.3	25.9	35.8	29.2	32.4	32.8	33.1
Физиологическая длина стопы к длине позвоночника . . . . .	20.7	19.1	19.0	20.2	21.75	32.6	26.5	30.3	30.1	31.7
Максимальная длина стопы к длине позвоночника . . .	23.23	21.76	21.5	22.8	24.59	36.25	30.04	34.5	33.9	36.0
Максимальная длина метатарзалии III к длине позвоночника	7.75	7.66	7.23	7.61	7.86	14.41	11.11	13.3	12.72	13.69

Относительная длина бедра у пищух разных видов варьирует слабо. Среди зайцев очень длинным бедром выделяется маньчжурский заяц и особенно коротким — дикий кролик (табл. 9).

Таблица 9

Размеры отделов задней конечности по отношению к длине таза, %

	Пищухи					Зайцы				
	даурская	степная	монгольская	большееухая	красная	толай	дикий кролик	маньчжурский	русак	беляк
Физиологическая длина бедра	97.3	102.0	95.3	101.2	103.0	125.6	106.2	134.4	123.0	129.5
Физиологическая длина большой берцовой кости	105.0	112.2	107.0	117.4	114.7	152.2	123.0	162.0	143.5	155.6
Физиологическая длина стопы	93.6	94.5	84.4	90.2	96.0	141.0	112.0	146.2	133.5	148.7
Максимальная длина стопы	106.1	107.5	97.2	102.6	108.8	159.5	127.0	165.5	152.0	167.0
Максимальная длина метатарзалии III . . .	35.5	37.9	32.65	34.0	34.9	62.0	47.0	63.0	51.5	63.5

Соотношения длин отделов задней конечности, как и передней, различны у представителей сравниваемых семейств зайцеобразных (табл. 8 и 9). У пищух самым длинным звеном задней конечности является голень, далее по степени убывания следуют бедро и стопа. У зайцев же удлинение конечности происходит за счет среднего и дистального отделов: наибольшей

относительной длиной отличается голень, несколько короче стопа и наиболее короткое — бедро. Соотношения длин отделов задней конечности кролика аналогичны таковым у других изученных представителей сем. *Leporidae*.

### Передняя конечность

**Пояс передних конечностей.** Различия в форме и соотносительных размерах между пищухами и зайцами прослеживаются также на всех костях конечностей.

**Лопатка** пищух по сравнению с таковой зайцев и кроликов относительно более короткая и широкая. Как следует из табл. 10, относительная длина лопатки колеблется у пищух от 14.7% длины тела (у степной) до 16.2% (у даурской), у зайцев и кроликов — от 17.1% (у маньчжурского) до 18.5% (у толая). Некоторая разница наблюдается и в относительной ширине лопатки: у пищух в пределах от 10.8 до 13.0% длины позвоночника, у зайцев и кроликов — от 10.3 до 11.7%. Соответственно этому длиннотн-широтный индекс лопатки у пищух ниже, чем у зайцев и кроликов (табл. 10).

Т а б л и ц а 10

Относительные продольно-поперечные размеры лопатки, %

	Пищухи					Зайцы				
	даурская	степная	монгольская	большезулая	красная	толай	дикий кролик	маньчжурский	русак	беляк
Физиологическая длина к длине позвоночника	16.2	14.7	14.8	15.3	15.7	18.5	17.3	17.1	17.7	17.6
Наибольшая ширина к длине позвоночника	10.8	10.9	10.9	11.9	13.0	10.8	10.4	10.3	11.7	11.4
Физиологическая длина к наибольшей ширине	139.5	138.6	—	128.7	124.9	162.7	166.3	168.2	149.2	155.1

Специфичность указанных различий в строении лопатки у сравниваемых семейств подтверждается различными значениями аллометрических констант (табл. 11). В пределах каждого семейства указанные признаки аллометрических прямых, как и многие другие, увеличиваются пропорционально возрастанию величины тела животного.

Т а б л и ц а 11

Константы относительного роста длины и ширины лопатки зайцеобразных

			a	a	lg b
Физиологическая длина лопатки	пищухи	. . . . .	1.0526	46°30'	—0.9286
	зайцы	. . . . .	1.0090	45 12	—0.7798
Физиологическая ширина лопатки	пищухи	. . . . .	1.7368	60	—1.5192
	зайцы	. . . . .	1.2882	52	—1.7018

Для пищух и зайцев также характерны соотношения ширины надостной и подостной ямок (табл. 12). Надостная ямка пищух несколько уже, чем у зайцев, подостная же значительно шире. Среди видов сем. *Leporidae*



у дикого кролика относительно узкая надостная и довольно широкая подостная ямка, длиннотно-широтный индекс лопатки у зайцев близок к таковому у пищух (табл. 12).

Ширина надостной и подостной ямок, так же как и других показателей лопатки пищух, увеличивается с возрастанием величины их тела, отклонение отдельных значений от аллометрической прямой ничтожно (табл. 12).

Т а б л и ц а 12

Относительная ширина надостной и подостной ямок лопатки, %

	Пищухи					Зайцы				
	даурская	степная	монгольская	большееухая	красная	толай	дикий кролик	маньчжурский	русак	беляк
Ширина надостной ямки к физиологической длине лопатки . . .	15.9	16.9	—	17.5	18.6	18.9	14.3	15.5	20.5	20.3
Ширина подостной ямки к физиологической длине лопатки . . .	53.2	52.5	—	57.3	58.0	39.9	43.1	41.5	43.0	39.9
Ширина надостной ямки к ширине подостной ямки . . .	30.1	32.3	—	32.5	33.0	48.6	33.0	37.5	47.4	50.9

Иная картина наблюдается в пределах сем. *Leporidae*. При общей тенденции к увеличению ширины обеих ямок с возрастанием длины тела имеет место значительное их отклонение от аллометрической прямой у наиболее мелких видов — толай, маньчжурского зайца и дикого кролика. Относительное преобладание подостной ямки у кроликов, как и у пищух, имеет адаптивный характер. Специфичность этих признаков у пищух и зайцев подтверждается характером аллометрических прямых.

Ость лопатки пищух относительно короче, чем таковая зайцев, и имеет вырезку в передней части, которая начинается примерно от середины основания (рис. 1). Аналогичная вырезка у зайцев и кроликов занимает переднюю четверть основания ости. Представление об относительной длине ости лопатки могут дать цифры, приведенные в табл. 13.

Т а б л и ц а 13

Относительная длина ости лопатки, %

	Пищухи					Зайцы				
	даурская	степная	монгольская	большееухая	красная	толай	дикий кролик	маньчжурский	русак	беляк
Длина основания ости к физиологической длине лопатки . .	61.8	68.9	—	64.6	67.1	77.4	77.5	81.8	75.7	79.5

Характерна также и форма суставной поверхности лопатки. У пищух гленоидальная ямка грушевидной формы, причем центральная суставная площадка почти округла. У зайцев та же площадка вытянута в поперечном направлении (рис. 2).

Большая разница в величине суставных поверхностей головки плеча и гленоидальной ямки у пищух позволяет производить движения по большей дуге, чем у зайцев, особенно во фронтальной плоскости (приведение, отведение).

**Свободная конечность.** Как уже упоминалось, плечевая кость пищух относительно короче таковой зайцев. Каждое из семейств характеризуется по данному признаку соответственным ему углом наклона аллометрической прямой (табл. 14). В пределах же каждого из семейств возрастание длины плечевой кости идет в тесной зависимости от нарастания величины тела. Среди зайцев исключением и в этом отношении является кролик, плечевая кость которого непропорционально коротка.

В отличие от продольных поперечные размеры плечевой кости у пищух по сравнению с таковыми у зайцев увеличены. Это наблюдается как на середине диафиза кости (табл. 15), так и на проксимальном и дистальном эпифизах.

Диафиз плечевой кости в средней части имеет овальную форму, сжат с боков. Поперечный диаметр его меньше передне-заднего. Степень утолщения этой кости у зайцев и пищух примерно одинакова (табл. 15).

Поперечные размеры проксимального эпифиза плечевой кости увеличиваются в пределах каждого семейства с возрастанием величины тела животных и имеют близкие значения констант относительного роста.

Головка плеча пищух округла, соотношение ее поперечного и передне-заднего диаметров приближается к 100% либо несколько больше (табл. 15). Оба диаметра головки плечевой кости у пищух возрастают с увеличением размеров тела с очень небольшими отклонениями.

В отличие от пищух головка плеча у зайцев и кроликов слегка сжата с боков, что при расширенной в этом же направлении суставной поверхности лопатки ограничивает боковые движения и направляет их в сагиттальной плоскости тела (рис. 3). Особо округлой головкой плеча среди представителей сем. *Leporidae* отличается кролик (табл. 15), у которого при сравнительно мало измененном минимальном диаметре значительно укорочен максимальный. В общем поперечные размеры головки плечевой кости у представителей каждого из изученных семейств имеют характерный наклон аллометрической прямой.

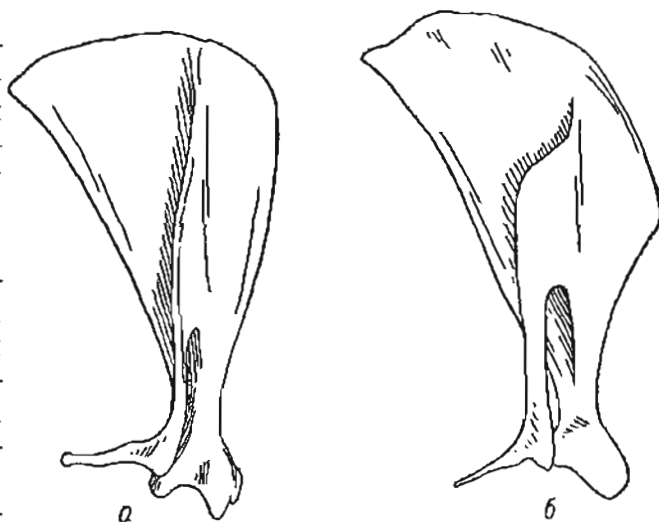


Рис. 1. Форма лопатки.

а — заяц-русак; б — красная пищуха.

Таблица 14

Константы относительного роста физиологической длины плечевой кости

		a	α	lg b
Физиологическая длина плечевой кости	пищухи . .	1.4868	56°5'	--1.7527
	зайцы . . .	1.2207	50 40	—1.2163

Что же касается широтных размеров дистального эпифиза, то у пищух они значительно больше, чем у зайцев. Кроме того, следует указать, что этот отдел плечевой кости у пищух сильно уплощен в передне-заднем направлении (табл. 15). У дикого кролика указанные соотношения приближаются к таковым у пищух.

Изменение поперечного диаметра дистального эпифиза плечевой кости у представителей обоих семейств с небольшими отклонениями следует общей тенденции увеличения с возрастанием величины тела, причем при близких значениях аллометрической константы показатели для сем. *Lagomyidae* и *Leporidae* различаются величиной интеграционной константы.

Размеры передне-заднего диаметра дистального эпифиза плечевой кости увеличиваются с возрастанием длины тела животных, и константы относительного роста этого показателя близки для обоих семейств.

Обе кости предплечья как у пищух, так и у зайцев не срастаются, но в области нижнего эпифиза прочно скреплены связками. У пищух они частично прилегают друг к другу, оставляя в средней части свободное

Таблица 15

Относительные поперечные размеры плечевой кости, %

	Пищухи					Зайцы				
	лаурская	степная	монгольская	большеехвая	красная	толай	дикий кролик	маньчжурский	русак	беляк
Поперечный диаметр середины диафиза к сагиттальному диаметру середины диафиза . . . . .	77.6	75.3	70.5	77.1	81.9	80.9	79.7	83.7	75.9	84.1
Поперечный диаметр середины диафиза к физиологической длине плечевой кости . . . . .	6.9	6.4	6.35	6.6	7.2	5.8	7.1	6.2	6.2	5.5
Передне-задний диаметр дистального эпифиза к поперечному диаметру дистального эпифиза . . . . .	52.3	55.1	51.4	55.0	55.4	75.8	69.7	73.5	75.0	76.2
Поперечный диаметр проксимального эпифиза к физиологической длине плечевой кости . . . . .	21.9	21.6	22.6	19.8	21.7	18.5	19.9	18.3	18.0	17.0
Поперечный диаметр головки плеча к передне-заднему диаметру . . . . .	102.4	104.1	89.4	93.9	90.5	86.0	99.7	89.6	90.5	89.6
Передне-задний диаметр диафиза на уровне дельтовидной бугристости к физиологической длине плечевой кости	10.3	9.3	9.0	9.1	10.1	9.6	11.6	9.5	11.1	9.1

пространство, у зайцев же плотно соединены почти по всей длине, образуя небольшую щель в верхней части диафиза.

Кости предплечья хорошо развиты у пищух. Локтевая кость более массивна, чем лучевая. Ее диафиз в средней части сжат с боков. Лучевая



Рис. 2. Форма суставной поверхности лопатки.

а — заяц-русак; б — красная пищуха.

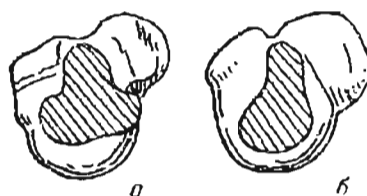


Рис. 3. Проекция суставной поверхности лопатки на головку плечевой кости.

а — заяц-русак; б — красная пищуха.

кость сжата в передне-заднем направлении, в средней части относительно тонка и расширяется к дистальному концу. Обе кости плотно соединены в дистальной части, примерно на протяжении нижней трети лучевой кости,

Таблица 16

Относительные широтные размеры костей предплечья, %

	Пищухи					Зайцы				
	даурская	степная	монгольская	большееухая	красная	толай	дикий кролик	маньчжурский	русак	беляк
Глубина проксимальной суставной ямки к передне-заднему диаметру проксимального конца костей предплечья . . . . .	50.5	57.37	—	54.4	50.7	59.15	65.6	51.66	58.5	62.16
Передне-задний диаметр проксимального конца костей предплечья к максимальной их длине	13.1	12.19	13.9	13.32	12.52	9.07	11.1	10.39	9.54	8.88
Передне-задний диаметр середины костей предплечья к их максимальной длине . . . . .	11.46	9.39	9.3	9.58	11.38	5.19	9.2	7.68	6.33	5.60
Максимальный диаметр дистального эпифиза костей предплечья к их максимальной длине . . . . .	16.3	15.3	16.1	14.9	15.9	10.3	12.8	11.7	10.3	10.2
Минимальный диаметр дистального эпифиза костей предплечья к их максимальной длине	10.4	8.92	8.38	10.17	8.53	4.6	6.72	5.53	4.98	4.81

а также в проксимальном луче-локтевом суставе. В средней части, между диафизами обеих костей, имеется довольно широкий просвет.

У зайцев, наоборот, лучевая кость на всем протяжении массивней, чем локтевая. Диафиз локтевой кости сильно сжат с боков в средней части, задняя его поверхность образует острый гребень. Суставная ямка для сочленения с блоком плечевой кости на проксимальном конце костей предплечья у пищух относительно мельче и менее замкнута, чем у зайцев (табл. 16).

Широтные размеры обеих костей предплечья, соединенных вместе, заметно больше у пищух, чем у зайцев. Значительно шире у них также дистальные эпифизы, образующие луче-запястный сустав (табл. 16).

Ширина суставной площадки для сочленения локтевой кости с лучевой у пищух значительно шире, чем у зайцев (табл. 17). Указанные различия в ширине суставной поверхности на проксимальном конце локтевой кости для сочленения с лучевой у пищух и зайцев имеют характер interspecificной аллометрии, различаясь величиной обеих констант (табл. 18).

Таблица 17

Относительные поперечные размеры локтевой кости, ‰

	Пищухи					Зайцы				
	даурская	степная	монгольская	большуха	красная	толай	дикий кролик	маньчжурский	русак	беляк
Минимальный поперечный диаметр к максимальной длине кости . . . . .	3.09	2.80	3.50	2.86	3.29	1.6	3.41	1.75	1.32	1.40
Минимальный поперечный диаметр диафиза к минимальному передне-заднему диаметру . . . .	47.16	52.1	61.2	61.87	56.1	69.54	74.3	74.4	62.47	
Ширина суставной поверхности для лучевой кости к длине кости	10.41	9.94	10.55	10.12	10.28	6.45	8.2	7.8	6.75	6.58
Поперечный диаметр головки локтевой кости к длине кости	8.0	6.83	5.86	5.83	6.32	4.05	5.22	4.68	2.86	3.24

Различен также характер сочленения лучевой кости с локтевой. У пищух профиль плоскости сочленения слабоволнистый, края проксимального эпифиза лучевой кости, сочленяющейся с локтевой, закругленные. Такое строение, по-видимому, допускает некоторое движение в луче-локтевом суставе при пронации и супинации кисти. У зайцев же движения крайне ограничены тем, что профиль плоскости сочленения более резко изогнут, в результате чего создается образование, аналогичное замку (рис. 4). Края суставной поверхности лучевой кости, особенно с медиальной стороны, угловаты.

Константы относительного роста проксимальной суставной поверхности лучевой кости

		$a$	$\alpha$	$\lg b$
Ширина суставной поверхности сочленения с локтевой костью	пищухи	1.4605	55°36'	—2.6789
	зайцы	1.1171	48 10	—2.0138

Локтевой сустав у пищух, как уже упоминалось, — ямка, образуемая костями предплечья для сочленения с блоком плечевой кости, менее глубокая; суставные поверхности слабо изогнуты, имеют сглаженный

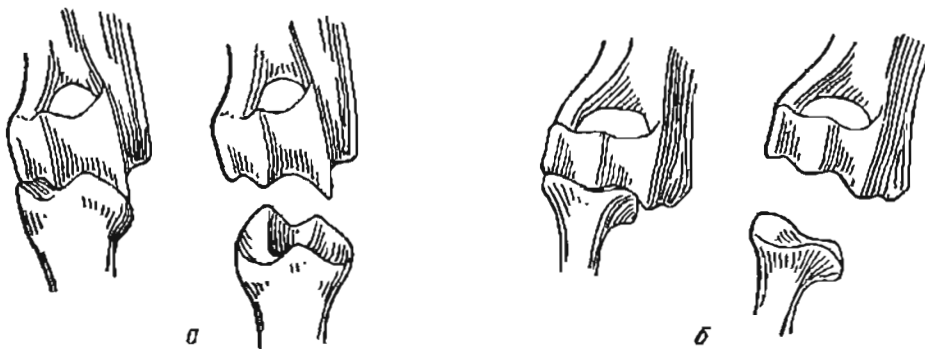


Рис. 4. Локтевой сустав и форма суставных поверхностей дистального отдела плечевой кости и проксимального — лучевой.

$a$  — заяц-русак;  $b$  — красная пищуха.

рельеф, на блоке плечевой кости отсутствуют острые гребни. Все это позволяет производить движения в локтевом суставе не только в сагиттальной плоскости, но под некоторым углом внутрь и наружу. У зайцев же глубокая борозда и выступающий гребень на сочленовной поверхности лучевой кости вместе с острым гребнем и глубоко вырезанной бороздой на блоке плечевой кости образуют конструкцию, направляющую движения в локтевом суставе в строго сагиттальной плоскости (рис. 4).

Локтевая кость пищух довольно широка, особенно в передне-заднем направлении. Ее передне-задний диаметр на всем протяжении значительно больше, чем таковой лучевой кости (табл. 17). Дистальный эпифиз локтевой кости участвует в формировании почти половины суставной поверхности луче-запястного сустава. У зайцев же суженная в средней части и на дистальном конце локтевая кость тесно прижата к более мощно развитой лучевой (табл. 17). Ее шиловидный отросток составляет у зайцев лишь треть суставной поверхности луче-запястного сустава (рис. 5).

Среди сем. *Leporidae* у кролика при общем сходстве строения костей предплечья с таковыми зайцев (плотное смыкание обеих костей почти на всем их протяжении, однотипное строение локтевого и луче-локтевого



Рис. 5. Форма суставных поверхностей дистальных отделов локтевой и лучевой костей.

$a$  — заяц-русак;  $b$  — красная пищуха.

суставов) более мощно развита локтевая кость. Ее сильно развитый дистальный конец занимает несколько менее половины всей суставной поверхности луче-запястного сустава (конвергентное сходство с пищухами).

Таблица 19

Относительные размеры локтевого отростка, ‰

	Пищухи					Зайцы				
	даурская	степная	монгольская	большая	красная	толай	дикий кролик	маньчжурский	русак	беляк
Длина олекранона от полулунной вырезки до наиболее проксимальной точки к длине локтевой кости . . . . .	13.96	12.74	13.1	12.37	14.16	8.99	11.3	9.4	9.22	8.75
Поперечный диаметр олекранона к передне-заднему его диаметру . . . . .	53.81	60.2	61.3	60.53	66.35	46.03	49.5	41.82	41.75	41.04
Поперечный диаметр олекранона к длине локтевой кости . . . . .	6.12	5.65	5.8	5.39	6.80	4.05	5.29	4.29	4.22	3.54

Локтевой отросток у пищух более массивен и длинен, чем у зайцев, и имеет на проксимальной поверхности выемки для фиксации сухожилий, характерные для зайцев (табл. 19). Увеличение его длины и поперечных размеров происходит в соответствии с возрастанием величины тела пищух разных видов (табл. 20). Лишь у даурской пищухи сравнительно небольшого размера, но интенсивно роющей степной формы величина олекранона несколько больше, чем у других мелких форм пищух.

У зайцев в основном увеличение олекранона также связано с увеличением размеров тела (табл. 20). У кролика заметно длиннее и массивнее

Таблица 20

Константы относительного роста длины локтевого отростка

		a	α	lg b
Длина локтевого отростка	пищухи . . . . .	1.4605	55°36'	—2.5693
	зайцы . . . . .	1.0945	47 35	—1.8306

Таблица 21

Константы относительного роста длины лучевой кости

		a	α	lg b
Длина лучевой кости	пищухи . . . . .	1.5131	56°36'	—1.9018
	зайцы . . . . .	1.3780	54	—1.5957

локтевой отросток, приближающийся по своим показателям к локтевому отростку пищух.

Как уже указывалось, лучевая кость (физиологическая длина которой принималась нами за длину предплечья) у пищух относительно короче, чем у зайцев, и имеет отчетливо выраженные различия в наклоне и положении аллометрических прямых (табл. 21).

Относительные поперечные размеры лучевой кости пищух в самой тонкой части диафиза почти не отличаются от таковых у зайцев (табл. 22). Что касается эпифизов, то у пищух по сравнению с зайцами поперечные диаметры заметно расширены (табл. 22).

Т а б л и ц а 22

Относительные широтные размеры лучевой кости, %

	Пищухи					Зайцы				
	лаурская	степная	монгольская	большеухая	красная	толай	дикий кролик	маньчжурский	русак	белый
Минимальный поперечный диаметр диафиза к длине кости	5.1	4.9	5.66	6.22	6.84	5.77	6.15	6.45	5.89	
Передне-задний диаметр середины диафиза к его поперечному диаметру	---	72.5	59.4	47.9	53.5	58.62	76.1	59.5	66.5	57.19
Передне-задний диаметр к поперечному диаметру дистальной суставной поверхности	78.6	101.5	89.1	90.6	86.4	59.46	65.8	67.6	66.22	63.27
Передне-задний диаметр к поперечному диаметру проксимальной суставной поверхности	57.3	57.8	62.3	56.8	54.6	68.06	64.4	67.97	69.5	68.37
Поперечный диаметр проксимального эпифиза к длине кости . . . . .	13.9	13.2	14.1	13.1	13.5	9.1	10.1	9.3	8.5	8.1
Поперечный диаметр дистального эпифиза к длине кости	11.1	8.81	10.1	8.66	10.1	5.7	9.6	8.2	7.3	7.3

Проксимальный эпифиз лучевой кости у пищух имеет округлую форму, у зайцев же он больше сжат в передне-заднем направлении (табл. 22). Обратная картина наблюдается для дистального эпифиза, который, как уже упоминалось, у пищух образует большую часть суставной поверхности предплечья в луче-запястном суставе (табл. 22).

Как уже было показано выше, относительная длина кисти у пищух меньше, чем у зайцев (табл. 6, 23).

Различия в длине кисти в обоих семействах имеют характер интерспецифической аллометрии, что особенно ясно выявляется при сравнении длины третьей метакарпальной кости (табл. 24).



Относительные размеры кисти, %

	Пищухи					Зайцы				
	даурская	отепная	монгольская	большеухая	красная	толай	длиннокролик	маньчжурский	русак	беляк
Длина метакarpalia III к длине всей кисти . . . .	44.7	38.8	39.4	40.13	37.52	44.2	45.03	45.7	45.88	46.34
Ширина запястья к длине кисти . . . .	25.0	22.7	25.7	22.4	22.1	17.63	20.03	16.94	18.36	17.0

Значительные различия между зайцами и пищухами наблюдаются и в ширине кисти. Ширина ее по отношению к длине кисти варьирует у пищух в пределах от 22.1 до 25.7%, у зайцев — от 16.94 до 20.03% (табл. 23). Особенно заметно у пищух относительное укорочение пястных костей (табл. 23) и удлинение фаланг пальцев. Отмеченные различия у зайцев и пищух могут быть связаны с неодинаковым характером нагрузки, приходящейся на дистальный отдел передней конечности. Относительное укорочение и расширение кисти у пищух аналогично таковому и у других неспециализированных землероев (например, у наземных беличьих) и выгодно при рытье нор, так как дает возможность захватывать и выбрасывать больше грунта. Не случайно даурская и монгольская пищухи, проявляющие наиболее интенсивную роющую деятельность, отличаются самой большой относительной шириной кисти. Сходные черты строения кисти наблюдаются и у кролика.

Относительно узкая и длинная кисть зайцев определенно способствует более быстрому бегу.

Таблица 24

Константы относительного роста кисти

		a	$\alpha$	lg b
Длина метакarpalia III	{ пищухи . . . . .	0.9078	42°20'	—1.0587
	{ зайцы . . . . .	1.2747	51 53	—1.8375
Длина кисти	{ пищухи . . . . .	1.4078	54 36	—1.7315
	{ зайцы . . . . .	1.3513	53 30	—1.7047

### Задняя конечность

Кости задней конечности в не меньшей степени, чем передней, различаются у пищух и зайцев.

Общие размеры, форма и строение отдельных частей таза резко различаются у представителей обоих семейств. Длина таза пищух характеризуется константами аллометрического роста, сильно отличающимися от таковых у зайцев (табл. 25).

Весьма характерно соотношение преацетабулярной и постацетабулярной частей таза. У пищух длина подвздошной кости значительно превышает длину седалищной, у зайцев же обе кости почти равной длины (табл. 26). Лишь у кролика соотношение обеих частей напоминает таковое у пищух.

Константы относительного роста таза

		$\alpha$	$\alpha$	$\lg b$
Длина таза	{ пицухи . . . . .	1.2105	50°28'	—1.1096
	{ зайцы . . . . .	0.8646	40 43	—0.3052
Длина подвздошной кости	{ пицухи . . . . .	1.1973	50 8	—1.3080
	{ зайцы . . . . .	0.7747	32 40	—0.3474
Длина седалищной кости	{ пицухи . . . . .	1.4342	55 11	—2.0042
	{ зайцы . . . . .	0.8738	41 9	—0.6565
Расстояние от центра вертлужной ямки до симфиза	{ пицухи . . . . .	1.1052	47 52	—1.4876
	{ зайцы . . . . .	0.8558	40 33	—0.8632
Ширина крыла подвздош- ной кости	{ пицухи . . . . .	1.3289	53 2	—2.0634
	{ зайцы . . . . .	1.0180	45 30	—1.3119

Т а б л и ц а 26

Относительные размеры частей таза, %

	Пицухи					Зайцы				
	даурская	стенная	монголь- ская	больше- ухая	красная	толай	дикий кролик	маньч- журский	русак	беллик
Длина подвздош- ной кости к длине таза . . . . .	58.8	60.15	62.1	59.62	59.16	52.7	53.8	53.7	51.55	53.0
Длина седалищ- ной кости к дли- не таза . . . . .	38.3	37.1	38.0	39.12	39.82	47.6	45.0	46.5	47.7	47.4
Длина симфиза к длине таза . .	7.02	7.95	8.83	9.12	8.49	25.4	27.1	31.8	25.87	25.4
Расстояние от цен- тра ацетабуляр- ной ямки до сим- физа к длине таза	25.48	24.6	24.5	25.28	24.45	26.6	25.6	24.1	25.76	26.9

П р и м е ч а н и е. За длину симфиза у пицух берется длина части лобковых костей, соединенных связкой.

Как показывают данные табл. 25, основные признаки, характеризующие строение таза представителей изученных семейств, сильно различаются по константам относительного роста.

Форма подвздошной кости пицух более угловатая, с хорошо развитым гребнем, который переходит в крючковидный бугор. Глютеальная ямка намного превосходит по ширине подвздошную (fossa iliaca; рис. 6). У зайцев же подвздошная кость значительно шире (табл. 27), со слабо выраженным, сглаженным гребнем, делящим латеральную поверхность крыла подвздошной кости примерно на две равные части, краниальный край крыла закруглен (рис. 6). Кроме того, у зайцев хорошо выражен симфиз (табл. 26), у пицух же такового нет, кости их таза соединены связками на небольшом протяжении.

## Относительные поперечные размеры таза, %

	Пищухи					Зайцы				
	даурская	степная	монгольская	большеухая	красная	толай	дикий кролик	маньчжурский	русак	беляк
Наибольшая ширина крыла подвздошной кости к ее длине . . .	33.4	34.62	27.4	33.72	35.75	47.9	42.1	42.0	49.92	47.3
Наименьшая ширина стюла подвздошной кости к ее длине	16.0	16.76	13.7	14.52	16.51	20.8	18.6	20.9	22.8	22.3
Ширина горизонтальной ветви лонной кости к длине таза	3.32	3.62	3.0	3.47	3.64	4.58	4.38	4.5	5.09	5.0
Ширина комиссуры седалищной кости к длине таза . . . . .	3.04	3.61	4.1	2.41	5.3	7.55	8.46	7.24	6.38	6.64
Наибольший диаметр запирающего отверстия к наименьшему его диаметру . . . . .	142.5	147.3	185.6	164.8	160.7	148.0	150.1	148.7	138.76	143.6

Таз зайцев отличается массивностью по сравнению с тазом у пищух. Поперечные размеры частей таза, ограничивающих запирающее отверстие, у первых значительно больше, чем у вторых (табл. 27).

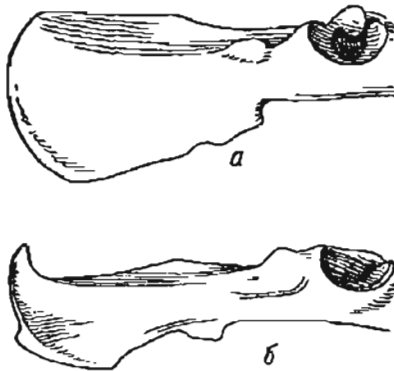


Рис. 6. Форма крыла подвздошной кости.

а — заяц-русак; б — красная пищуха.

Таз зайцев должен обладать большой прочностью, чтобы при быстром беге служить надежной опорой, с одной стороны, для костей задних конечностей, а с другой — для крепящихся на нем мышц, сгибающих и разгибающих тазобедренный и коленный суставы. Подобных требований повышенной прочности не предъявляется к тазу пищух, напротив, для пролезания в узкие норы и пустоты таз, помимо прочности, должен обладать некоторой подвижностью и гибкостью, что в значительной степени создается отсутствием у пищух симфиза. Преобладающее развитие ягодичных мышц, принимающих участие в фиксации тела во время рытья, сказывается на

форме крыла подвздошной кости у этих животных.

Бедренная кость у пищух относительно короче и массивнее, чем у зайцев. На поперечном срезе диафиза кости у зайцеобразных имеет форму овала с меньшим передне-задним диаметром (табл. 28).

У пищух бедренная кость несколько сильнее сжата спереди назад, чем у зайцев.

Проксимальный конец бедренной кости у зайцев заметно шире, чем у пищух (табл. 29). Увеличение расстояния от центра тазобедренного сустава до латерального края большого бугра, а также высоты большого

Относительные пиоротные размеры диафиза бедренной кости, %

	Пищухи					Зайцы				
	паурская	степная	монгольская	большеухая	красная	голай	дикий кролик	маньчжурский	русак	беляк
Поперечный диаметр к передне-заднему диаметру на середине диафиза	116.3	126.54	133.6	129.6	124.25	—	126.7	—	113.0	117.6
Поперечный диаметр середины диафиза к физиологической длине кости . . . . .	8.62	8.23	8.79	8.2	9.0	8.13	9.25	8.07	7.86	7.67
Минимальный поперечный диаметр к минимальному передне-заднему диаметру диафиза . . . . .	121.93	121.9	138.4	123.0	127.6	—	120.2	—	117.5	112.5

бугра, выступающего под верхним краем головки, создает более выгодные условия для крепящихся здесь ягодичных мышц, разгибающих тазобедренный сустав.

Головка бедра у зайцеобразных имеет грушевидную форму, ее относительные поперечно-продольные размеры различаются незначительно (табл. 29). Более выражены различия в месте перехода края суставной поверхности головки в шейку. У зайцев эти края сглажены, у пищух же головка бедра хорошо обособлена от шейки, как и у многих роющих форм (наземные беличьи).

Дистальный эпифиз бедренной кости пищух по своим пропорциям почти не отличается от такового у зайцев. Он очень незначительно расширен у первых по сравнению со вторыми (табл. 30). Бедро пищух отличается также несколько более высокими мышцами (табл. 30).

Как и в строении других костей конечностей, в форме и пропорциях бедренной кости дикого кролика наблюдается ряд черт, обособляющих его от остальных зайцев и, по-видимому, являющихся отражением особого образа жизни этого животного. Бедро кролика несколько короче, шире и массивнее, диафиз сильнее сжат каудально, резче отграничена головка от шейки.

Продольно-поперечные размеры бедренной кости представителей двух семейств различаются и по константам аллометрического роста (табл. 31).

**Б о л ь ш а я б е р ц о в а я к о с т ь.** Определенные различия у пищух и зайцев имеются и в костях голени. Относительная ширина диафиза большой берцовой кости, измеренная в самом узком месте, мало различается у пищух и зайцев (табл. 32). Большей массивностью этой кости выделяется дикий кролик.

Одним из характерных признаков, отличающих большую берцовую кость пищух, является значительный изгиб тела кости выпуклостью вперед, а также мощное развитие гребня, образующего на своем дистальном конце клювовидный вырост.

## Относительные размеры проксимального эпифиза бедренной кости, %

	Пищухи					Зайцы				
	даурская	степная	монгольская	большее-ухая	красная	толай	дикий кролик	маленький-нуруский	русак	беляк
Поперечный диаметр головки к ее передне-заднему диаметру . . . . .	123.13	117.5	118.6	115.0	113.9	115.2	118.7	119.45	113.3	112.9
Сумма поперечного и передне-заднего диаметров головки к физиологической длине кости . . . . .	23.3	23.4	22.34	21.2	22.9	18.4	18.7	16.45	18.92	17.9
Поперечный диаметр проксимального эпифиза к его передне-заднему диаметру . . . . .	196.98	187.5	190.3	195.0	177.7	219.7	198.7	209.0	216.1	214.5
Поперечный диаметр проксимального эпифиза к физиологической длине кости . . . . .	20.87	21.1	17.44	19.17	19.3	21.15	20.2	18.00	22.75	20.98

## Относительные размеры дистального эпифиза бедренной кости, %

	Пищухи				Зайцы					
	даурская	степная	монгольская	большее-ухая	красная	толай	дикий кролик	маленький-нуруский	русак	белый
Поперечный диаметр дистального эпифиза к его передне-заднему диаметру . . . . .	109.34	96.96	107.5	107.03	110.3	102.52	105.2	113.5	109.87	109.7
Поперечный диаметр дистального эпифиза к физиологической длине кости . . . . .	19.15	17.84	18.8	17.87	15.86	15.98	17.4	15.95	16.8	16.2
Высота мыщелков к поперечному диаметру дистального эпифиза . . . . .	63.4	62.44	59.4	61.46	62.8	—	61.4	59.2	56.65	57.42

Константы аллометрического роста бедренной кости

		a	a	lg b
Физиологическая длина бедренной кости	пищухи . . .	1.4342	55°7'	—1.5897
	зайцы . . .	1.0315	45 53	—0.6424
Поперечный диаметр середины диафиза	пищухи . . .	1.6052	58 5	—3.0237
	зайцы . . .	0.7567	37 7	—1.0244
Поперечный диаметр проксимального эпифиза	пищухи . . .	1.2500	51 20	—1.8931
	зайцы . . .	1.1846	49 50	—1.7189
Минимальный диаметр шейки	пищухи . . .	0.4888	26 3	—0.8188
	зайцы . . .	1.0380	46 4	—1.9192

Таблица 32

Относительные размеры большой берцовой кости, %

	Пищухи					Зайцы				
	даурская	степная	монгольская	большеухая	красная	толай	дикий кролик	маньчжурский	русак	беляк
Минимальный поперечный диаметр к физиологической длине кости . . . . .	5.57	5.39	5.45	4.62	6.96	5.08	6.2	5.17	5.32	5.1
Длина гребня к физиологической длине кости	24.44	23.06	25.4	21.6	24.4	14.5	15.8	13.6	14.6	13.85
Длина срастания большой и малой берцовых к физиологической длине большой берцовой . . .	52.01	51.3	51.5	52.3	53.2	62.8	56.8	57.9	61.0	62.5

У зайцев, за исключением дикого кролика, тело кости почти не имеет изгиба, а ее гребень короче и лишен клювовидного отростка (табл. 32).

Показательна также протяженность зоны соприкосновения большой и малой берцовой костей. Она значительно меньше у пищух, чем у зайцев (табл. 32). Для последних это имеет большое значение как средство укрепления среднего звена задней конечности, испытывающего, как и другие костные ее элементы, большое напряжение при приземлении и отталкивании от земли.

Как проксимальный, так и дистальный эпифизы большой берцовой кости значительно шире у пищух, чем у зайцев (табл. 33). Расширение проксимального эпифиза у пищух особенно заметно при сравнении с самым узким участком тела кости (табл. 33). Обращает внимание также сильно выраженная уплощенность дистального эпифиза спереди назад (табл. 34).

Характерно и соотношение суставных поверхностей дистального эпифиза. У зайцев как внутренняя суставная ямка для сочленения с таранной костью, так и наружная для сочленения с пяточной значительно шире,

Таблица 33

Относительные размеры проксимального эпифиза большой берцовой кости, %

	Пищухи					Зайцы				
	даурская	степная	монгольская	большеухая	красная	толай	дикий кролик	маньчжурский	русак	беляк
Поперечный диаметр проксимального эпифиза к физиологической длине кости	17.34	16.49	13.7	16.63	18.1	14.52	15.7	14.3	15.0	13.95
Минимальный поперечный диаметр диафиза к его поперечному диаметру	32.18	32.92	30.05	27.73	32.87	35.30	—	36.16	35.6	36.55

Таблица 34

Относительные размеры дистального эпифиза большой берцовой кости, %

	Пищухи					Зайцы				
	даурская	степная	монгольская	большеухая	красная	толай	дикий кролик	маньчжурский	русак	беляк
Поперечный диаметр дистального эпифиза к физиологической длине кости . . .	14.84	13.94	13.7	11.89	14.0	11.5	13.4	11.6	11.87	10.89
Передне-задний диаметр дистального эпифиза к его поперечному диаметру	48.7	49.14	48.5	51.5	47.4	65.9	51.9	60.2	61.3	61.6
Минимальный поперечный диаметр диафиза к поперечному диаметру дистального эпифиза . . . . .	38.81	38.7	38.0	38.86	42.27	45.45	45.9	44.4	45.0	46.82
Ширина наружной суставной ямки к поперечному диаметру дистального эпифиза . . . . .	28.7	27.92	27.3	27.7	24.0	32.6	25.9	29.0	31.9	31.2
Ширина внутренней суставной ямки к поперечному диаметру дистального эпифиза . . . . .	60.27	60.76	57.3	52.5	57.9	64.85	53.9	66.17	66.9	68.8

чем у пищух (табл. 34). Кроме того, рельеф суставной поверхности у зайцев более глубоко изрезан (рис. 7).

Как и другие кости конечностей, большая берцовая кость дикого кролика по ряду признаков отлична от таковой у зайцев. В ее строении наблюдаются особенности, связанные с роющей деятельностью этого животного.

Кость более массивна, имеет значительный изгиб, расширенные проксимальный и дистальный эпифизы. Кроме того, дистальный конец сильно уплощен спереди назад, соотношения суставных поверхностей для сочленения с таранной и пяточной костью близки к таковым у пищух, так же как и протяженность зоны соединения с малоберцовой костью.

Как продольные, так и поперечные размеры большой берцовой кости различаются в пределах изученных семейств по показателям аллометрического роста (табл. 35).

Стопе пищух, так же как и зайцев, присущи свойства, характерные для быстро передвигающихся животных. Как известно, кости голени у них сочленяются с двумя костями плюсны — пяточной и таранной. Подобное сочленение наблюдается также у копытных, в большинстве быстробегающих животных. Но вместе с тем в стопе пищух наблюдается ряд отличий, характерных для них как для роющих животных.

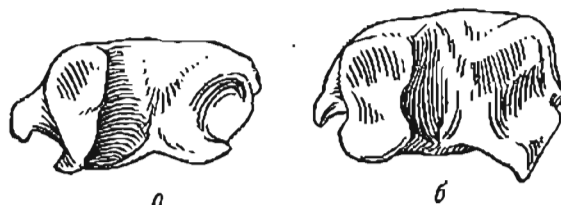


Рис. 7. Форма суставной поверхности дистального отдела большой берцовой кости.

а — заяц-русак; б — красная пищуха.

Помимо общей длины, стопа пищух отличается иными, чем у зайцев, соотношением длины метатарзальных костей и пальцев, относительной шириной, длиной пяточного бугра, характером сочленовных поверхностей, образующих голеностопный сустав.

Метатарзальные кости у пищух, а также у кролика значительно короче, чем у зайцев (табл. 36). Соответственно длиннее у них фаланги пальцев. Кроме того, относительная ширина стопы, измеренная на уровне проксимального конца метатарзалий, у пищух значительно увеличена (табл. 36).

Таблица 35

Константы аллометрического роста большой берцовой кости

		a	a	lg b
Физиологическая длина кости	пищухи . . . . .	1.6052	58°5'	—1.9087
	зайцы . . . . .	0.9639	44	—0.3993
Длина сращения с малой берцовой костью	пищухи . . . . .	1.6184	58 18	—1.2204
	зайцы . . . . .	1.1936	49 58	—1.1892
Длина гребня большой берцовой кости	пищухи . . . . .	1.6842	59 18	—2.8417
	зайцы . . . . .	0.9459	43 24	—1.1857
Наибольший передне-задний диаметр проксимального эпифиза	пищухи . . . . .	1.0921	47 31	—1.6354
	зайцы . . . . .	1.1756	49 36	—1.7713
Наибольший передне-задний диаметр дистального эпифиза	пищухи . . . . .	1.2500	51 20	—2.3256
	зайцы . . . . .	0.9909	44 44	—1.7126

Перечисленные признаки различаются у пищух и зайцев также и константами относительного роста (табл. 37).

Наряду с увеличением и расширением стопы пищухи обладают еще одним существенным признаком, облегчающим отбрасывание земли задними конечностями при рытье. У этих животных удлинен по сравнению с зайцами пяточный бугор. Поскольку при сгибательно-разгибательных движениях в голеностопном суставе стопа представляет собой рычаг вто-



Относительные размеры скелета стопы, %

	Пищухи					Зайцы				
	лаурская	степная	монгольская	большееухая	красная	толай	дикий кролик	маньчжурский	русак	беляк
Длина метатарзалии III к длине всей стопы . . .	33.3	35.3	33.5	32.5	31.98	38.88	36.97	38.03	37.30	38.06
Ширина стопы к ее длине . . . . .	14.0	13.26	15.39	13.83	14.07	9.37	10.3	8.89	9.98	8.56
Длина пяточного бугра к длине стопы . . . . .	11.47	12.12	12.91	12.05	11.63	11.77	11.99	10.98	12.04	10.9

Таблица 37

Константы относительного роста стопы

		a	α	lg b
Длина метатарзалии III	{ пищухи . . . . .	1.0263	45°45'	—1.1724
	{ зайцы . . . . .	1.0855	47 21	—1.1083
Наибольшая длина стопы	{ пищухи . . . . .	1.1184	48 12	—0.9020
	{ зайцы . . . . .	1.1126	48 3	—0.7555

рого рода, увеличение пяточного бугра — плеча рычага — дает существенный выигрыш в силе мышц, крепящихся здесь (например, икроножной).

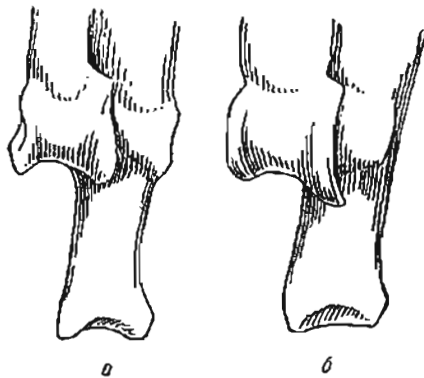


Рис. 8. Суставная поверхность проксимальной части голеностопного сустава (форма блока таранной кости).

а — заяц-беляк; б — красная пищуха.

Аналогичные изменения в стопе существуют и у дикого кролика. Особенности строения стопы зайцев характеризуют их как животных, у которых приспособление к быстрому бегу пошло значительно дальше, чем у пищух. Длинная узкая стопа зайцев увеличивает общую длину конечности, что позволяет им делать прыжки большой протяженности. Кроме того, относительно короткий пяточный бугор, приближая место крепления икроножных мышц к центру сустава, способствует большей скорости сгибательно-разгибательных движений, а также увеличению размаха движения в голеностопном суставе. На его проксимальном конце проходит глубокий желоб для фиксации ахиллова сухожилия, отсутствующий у пищух (рис. 8).

Различие в деятельности задней конечности исследованных животных особенно ярко проявляется в строении голеностопного сустава. Голеностопный сустав зайцев сильнее укреплен благодаря большей поверхности сочленения дистального эпифиза голени с суставной площадкой таранной и особенно пяточной костей (см. выше), более рез-

ким изгибом суставной поверхности. Боковые стенки блока таранной кости у этих животных параллельны, мало отличаются друг от друга по длине наружного их края (рис. 8). Подобное строение сустава сообщает сгибательно-разгибательным движениям стопы строго сагиттальное направление и исключает боковые качания, невыгодные при быстром передвижении.

У пищух же общая площадь соприкосновения таранной и пяточной костей с суставной поверхностью костей голени значительно меньше (см. выше). Особенно уменьшена площадь опоры голени на блок пяточной кости. Латеральная стенка блока пяточной кости располагается выше медиальной, больше по окружности, плоскость ее лежит под некоторым углом к плоскости медиальной стенки. В связи с этим сгибание и разгибание в голеностопном суставе пищух может происходить не только в сагиттальной плоскости, но и с некоторым поворотом наружу.

### Строение компактного слоя трубчатых костей

Один из чувствительных показателей, связанных с нагрузкой костей животных, — относительная толщина их стенок. Кости у зайцев, как правило, более тонкостенны, чем у пищух. Это относится как к бедренной и плечевой костям, так и еще в большей степени к большой берцовой. Показатель относительной толщины стенки для бедренной кости у зайцев разных видов составляет 0.44—0.53, у пищух — 0.50—0.56, для плечевой кости у зайцев — 0.44—0.63, у пищух — 0.55—0.70. У зайцев показатель развития компактного слоя большой берцовой кости колеблется в среднем от 0.51 до 0.61, в то время как у пищух — от 0.67 до 0.81. Таким образом, относительная толщина стенок данной кости у пищух почти на 25—30% выше, чем у зайцев.

Среди всех рассмотренных видов сем. зайцев наибольшей относительной тонкостью компактного вещества выделяются все длинные кости конечностей беляка. Несколько толще стенки костей у русака и толая и сравнительно толстостенны почти в такой же степени, как и у пищух, кости конечностей у дикого кролика.<sup>2</sup> Что же касается пищух разного вида, то четких единообразных различий в развитии данного признака у них не наблюдается.

Другой характерный показатель, связанный с нагрузкой кости, — истинная площадь сечения компактного вещества, которая определялась на поперечных срезах. Эта величина, указывающая на степень мощности трубчатых костей, в сочетании с другими признаками также подчеркивает известные различия между зайцами и пищухами. У зайцев площадь сечения компактного вещества бедренной кости значительно превышает таковую плечевой (100 и 65—75%). У пищух площадь сечения бедренной кости почти такая же, как и плечевой (100 и 83.0—102.5%). Указанные отношения еще раз подчеркивают развитие в большей степени костей (так же как и мускулатуры) задних конечностей по сравнению с костями передних у зайцев.

Беляк выделяется среди других видов зайцев лучшим развитием компактного вещества костей задней конечности по сравнению с передней. Так, площадь компактного слоя бедренной кости беляка на 40.1% выше плечевой, в то время как у других зайцев эта разница составляет лишь от 25 до 35%. Сравнительно большая площадь сечения компактного вещества бедренной кости при значительной тонкости стенок у беляка свя-

<sup>2</sup> Мы не учитываем в данном случае показателей по мапъчжурскому зайцу, поскольку имевшиеся в нашем материале особи данного вида были моложе зайцев других видов.

Относительная толщина стенок костей (отношение площади сечения компактного вещества к общей площади сечения кости) и площадь сечения компактного вещества, в мм<sup>2</sup>

	Показатель относительной толщины стенок			Площадь сечения компактного вещества		
	бедренная	плечевая	большая берцовая	бедренная	плечевая	большая берцовая
<b>Зайцы:</b>						
толай . . . . .	0.48	0.59	0.57	23.4	15.2	23.2
дикий кролик . . . . .	0.53	0.63	—	22.1	15.1	—
маньчжурский . . . . .	0.44	0.53	0.56	20.7	12.8	18.6
русак . . . . .	0.51	0.55	0.61	38.1	28.9	32.9
беляк . . . . .	0.45	0.44	0.51	32.6	19.5	35.2
толай . . . . .	100	122.9	118.7	100	65.0	99.1
дикий кролик . . . . .	100	118.8	—	100	68.3	—
маньчжурский . . . . .	100	120.4	127.2	100	67.8	89.8
русак . . . . .	100	107.8	119.6	100	75.8	86.3
беляк . . . . .	100	97.8	113.3	100	59.8	107.9
<b>Пищухи:</b>						
даурская . . . . .	0.52	0.56	0.67	1.96	1.73	2.06
степная . . . . .	0.50	0.57	0.65	1.96	2.02	1.89
монгольская . . . . .	0.55	0.70	0.81	3.69	3.69	3.35
большеухая . . . . .	0.50	0.55	0.67	3.23	3.02	3.23
красная . . . . .	0.56	0.63	0.73	5.16	4.31	5.16
северная . . . . .	0.50	0.57	0.76	2.02	1.86	1.86
даурская . . . . .	100	107.6	128.8	100	88.3	105.1
степная . . . . .	100	114.0	130.0	100	103.1	96.4
монгольская . . . . .	100	127.2	147.2	100	100.0	96.2
большеухая . . . . .	100	110.0	134.0	100	93.5	100.0
красная . . . . .	100	112.5	130.3	100	81.9	100.0
северная . . . . .	100	114.0	152.0	100	92.1	92.1

зана с относительно большими наружными поперечными размерами этой кости. Данные признаки указывают на приспособление кости к мощным нагрузкам на изгиб, которые испытывает бедренная кость при быстрых скачках с большой амплитудой движения, что характерно для беляка в большей степени, чем для остальных видов зайцев (табл. 38).

#### Микроскопическое строение бедренной кости зайцев

Как и у многих других млекопитающих, специфичность структуры длинных трубчатых костей конечностей у зайцев определяется наиболее отчетливо на бедренной кости. Для структуры бедренной кости всех 5 рассмотренных видов зайцев не характерно наличие определенной зональности, соответствующей периостальной, эндостальной и мезостальной кости, как наблюдается у многих других видов млекопитающих, хотя в бедренной кости зайцев имеются периостальный и эндостальный слои (при этом периостальный слой откладывается по типу возрастных наслоений). Оба эти слоя очень тонки и часто не образуют сплошных колец, располагающихся по всему наружному или внутреннему краю диафиза, что типично не только для молодых особей (1—2 года), но и более зрелых (3 года). Надо полагать, что причина этого в том, что основной поперечный рост их трубчатых костей происходит на первом году жизни в отличие, на-

пример, от хищных, многих грызунов из сем. беличьих, тушканчиков и др., у которых период роста значительно длиннее. Поэтому периодические периостальные наслоения костей, откладывающиеся после одного года, образующие обособленный наружный слой, сравнительно невелики; то же относится и к эндостальному слою. В нашем материале, который собирался в разных местах обитания и в разное время года, зайцы старше трех лет не встречались (рис. 9—11). Исключением был лишь японский древесный заяц (*Pentalagus furnessi* Stone) четырех лет.

Все стенки бедренной кости зайцев остеонированы почти во всей их толще. Весьма характерно для этой кости у разных представителей семейства наличие большого количества сравнительно некрупных, густо и довольно равномерно расположенных остеонов. Преобладающими являются остеоны примитивного типа, неотграниченные, с одним-двумя слоями. Количество остеонов на единицу площади очень велико (23.3—45.3 в 1 мм<sup>2</sup>). Можно отметить, что с возрастом постепенно нарастает число зрелых отграниченных остеонов. Они локализируются в более глубоких слоях компакты и постепенно (на втором-третьем году и далее) распространяются к периферии, занимая значительную часть компактного слоя. Но и эти остеоны, в общем небольшого размера, имеют два-три микрослоя. Количество отграниченных остеонов по отношению к их общему числу составляет примерно от 5 до 25% (средние арифметические):

	Всего остеонов в 1 мм <sup>2</sup>	Из них отграничен- ных, в %
Зайцы:		
толай . . . . .	23.3	5.3
дикгий кролик . . . . .	40.7	25.6
маньчжурский . . . . .	25.0	26.6
русак . . . . .	27.9	25.4
беляк . . . . .	45.3	17.4
Пищухи:		
степная . . . . .	1.0	4.0
монгольская . . . . .	5.44	8.8
большеухая . . . . .	4.76	1.5
красная . . . . .	4.77	13.9
северная . . . . .	8.12	7.6
алтайская . . . . .	1.38	1.2

Таким образом, у зайцев отграниченные остеоны не образуют обособленной зоны, располагаясь более или менее густо по всей толще компакты. Лишь у маньчжурского зайца в бедренной кости общий тип роста, а вместе с ним и локализация остеонов несколько отличаются от других видов этого семейства. У него выделяется в перимедуллярной зоне обособленный участок с остеонами лишь отграниченного типа. Такая же зона отграниченных остеонов сложной структуры обнаружена у калифорнийского кролика *Microlagus bachmani* Waterhouse. Эти особенности строения не обусловлены молодым возрастом этих животных и, по-видимому, должны рассматриваться как признаки видовых различий. Однако отсутствие в нашем материале полностью взрослых особей как маньчжурского зайца, так и калифорнийского кролика не позволяет решить данный вопрос окончательно.

У зайцев всех видов совершенно своеобразным строением бедренной кости выделяются места на середине диафиза, к которым прикрепляются мускулы. Их структура настолько специфична, что может явиться надежным диагностическим признаком при распознавании данной кости у представителей семейства *Leporidae*. В этих участках, соответствующих *labium laterale* и *mediale*, почти постоянно имеются мощно развитые шарпеевские волокна, глубоко пронизывающие толщу компакты. Ход и расположение

сухожильных пучков, локализующихся в кости, довольно постоянен для обеих зон. В латеральной зоне пучки имеют более грубое строение и сохраняют в общем направление мускулов, продолжением которых они являются; на поперечных срезах они проходят в кости под углом в  $40-45^\circ$  к наружной поверхности диафиза. В медиальном участке волокна более тонкие, они проходят в кости перпендикулярно ее поверхности и рассыпаются

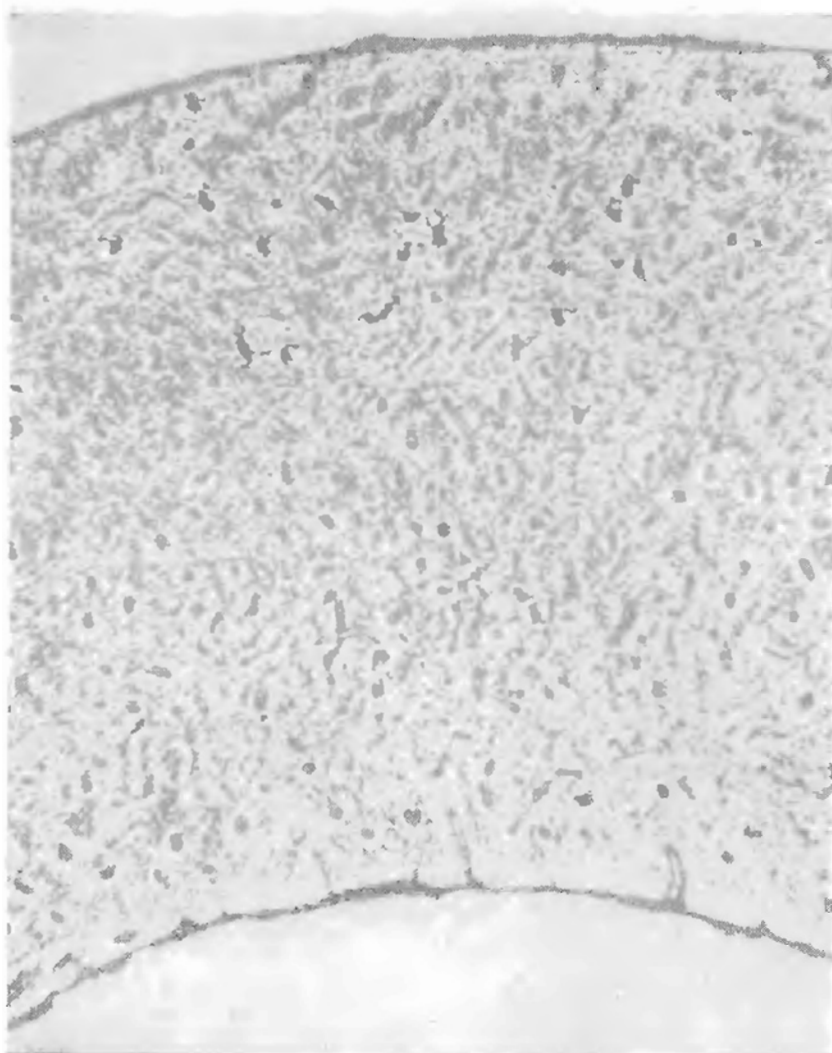


Рис. 9. *Русак*. Поперечный шлиф через середину бедренной кости. Передняя стенка.

в компактном слое веерообразно под небольшим углом. В этих же участках отмечается и усиление остеонизации за счет как ограниченных, так и неотграниченных остеонов.

При сравнении структуры кости у разных видов зайцев видно, что мощность и глубина залегания шарпеевских волокон тем больше, чем интенсивнее нагрузка на кость в единицу времени. Так, например, эти волокна мощно развиты у диких кроликов, совершающих короткие и сильные прыжки. У *L. timidus* шарпеевские волокна развиты лучше, чем у *L. europaeus*. Кость зайцев очень богата сосудистыми каналами. Среди них преобладают продольные гаверсовы, многие из которых связаны короткими фолькмановскими каналами. Эти анастомозы, соединяющие два-три соседних остеона, встречаются у зайцев в довольно большом количестве.

Различие в структуре кости у отдельных видов зайцев не всегда достаточно определенное, оно выражается в количественном соотношении элементов (различного типа остеонов, шарпеевских волокон).

Более других структур показательно количество остеонов в  $1 \text{ мм}^2$  поперечного сечения площади компактного слоя, а также процентное отношение отграниченных остеонов к общему их числу. Эти величины изменяются у разных видов зайцев не всегда параллельно.

По степени общей насыщенности остеоонами бедренной кости первое место занимает белаяк. Почти так же богата остеоонами разного типа та же кость дикого кролика. Сильно отстает от них в этом отношении бедренная кость русака, маньчжурского зайца и толая.

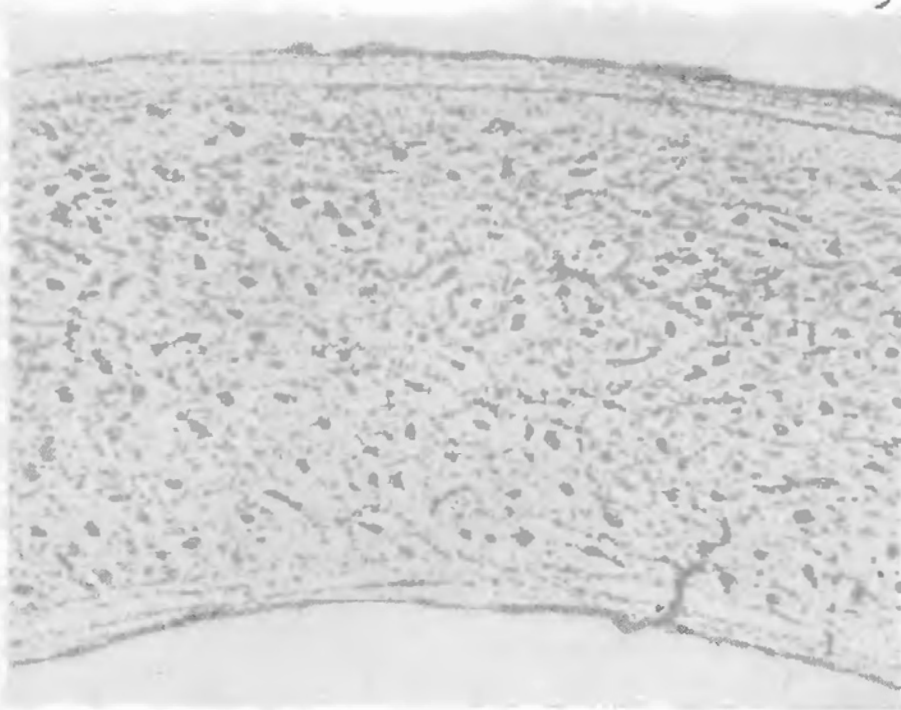


Рис. 10. *Белаяк*. Поперечный шлиф через середину диафиза. Общий вид строения бедренной кости. Передняя стенка.

Другой порядок распределения видов наблюдается при подсчете процента только отграниченных остеонов по отношению к общему их количеству. В этом случае дикий кролик и особенно белаяк уступают свое место русаку, маньчжурскому зайцу, отстает от них толый.

Что же касается остеонизации других костей, то здесь определенно выделяется русак, кости которого особенно насыщены отграниченными остеоонами. Характерно, что количество остеонов особенно велико в более дистальных звеньях конечностей (большой берцовой и лучевой костях), относительное число остеонов в них у русака почти в два раза больше, чем в тех же костях у зайцев других видов. Толый и по степени остеонизации других костей занимает последнее место.

Примерно тот же порядок распределения видов сохраняется при подсчете общего количества остеонов (в одном поле зрения), как неотграниченных, так и отграниченных, в области участков компактного слоя, соответствующих прикреплению мускулов (*labium laterale*) в бедренной кости (табл. 39).

Между тем общее паловое количество сосудов разного типа в  $1 \text{ мм}^2$  бедренной кости у зайцев различных видов почти одно и то же, за исклю-

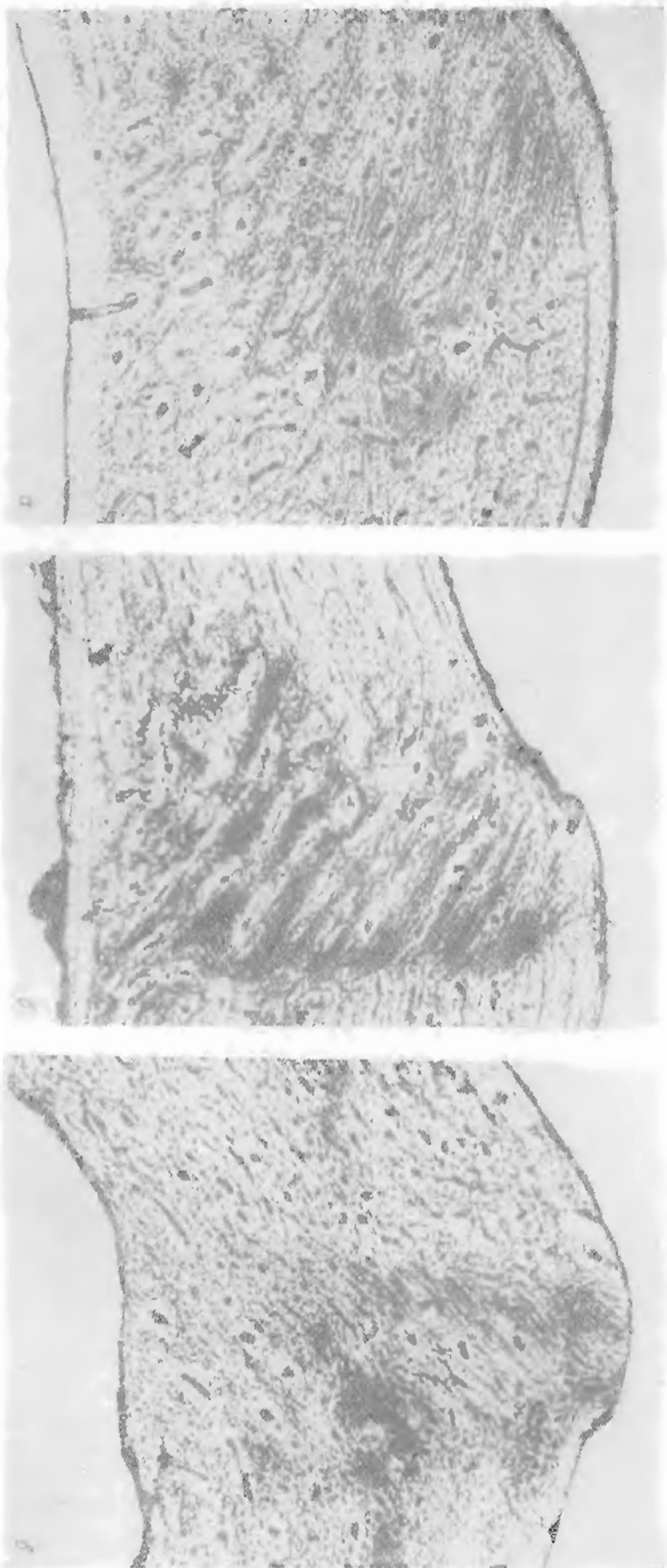


Рис. 11. Поперечный срез через середину диафиза бедренной кости. Развитие шарпеевских волокон в участках, прилежащих к *labium laterale*.

a — белая; б — белый кролик; в — толстая.



Т а б л и ц а 39

Количество отграниченных остеонов в 1 мм<sup>2</sup> площади поперечного сечения кости

	Бедренная	Плечевая	Большая берцовая	Лучевая
<b>Зайцы:</b>				
толай . . . . .	0.39	7.88	1.25	2.45
дикий кролик . . . . .	2.33	8.72		
маньчжурский . . . . .	2.01	10.14	3.10	
русак . . . . .	2.66	12.06	5.23	9.77
беляк . . . . .	2.67	8.62	2.42	4.77
японский древесный	5.07	9.60		
калифорнийский кро- лик . . . . .	1.98			
<b>Пищухи:</b>				
степная . . . . .	0.80			
монгольская . . . . .	0.37	1.12	0.55	
большеухая . . . . .	0.13	0.30	0	
красная . . . . .	0.72	0.75	1.09	
северная . . . . .	0.50	0.25		
алтайская . . . . .	0.15			

чением японского древесного зайца, у которого кость, будучи высокоостео-  
пизированной, богата сосудами:

Число каналов

<b>Зайцы:</b>	
толай . . . . .	60.0
дикий кролик . . . . .	73.6
маньчжурский . . . . .	56.4
русак . . . . .	62.8
беляк . . . . .	62.6
японский древесный . . . . .	151.6
калифорнийский кролик . . . . .	63.7
<b>Пищухи:</b>	
степная . . . . .	34.1
монгольская . . . . .	33.5
большеухая . . . . .	22.2
красная . . . . .	12.3
северная . . . . .	16.2
алтайская . . . . .	23.1

Иная картина обнаруживается у пищух. По общему типу структура костей у пищух значительно примитивнее, чем у зайцев, она скорее сходна с таковой у мелких грызунов, не имеющих узкой специализации (некоторых видов песчанок, сусликов, мышевидных). Вместе с тем в структуре костей пищух разного вида в отличие от зайцев отсутствуют общие специфические черты, свойственные всем представителям семейства, они не наблюдаются ни в расположении основных структурных элементов, ни в их характере и количестве у некоторых видов пищух (красной, большеухой); так же как и у сусликов, развитие отдельных структур компакты происходит неравномерно. Так, например, периостальные слои, которые отлагаются преимущественно на боковых стенках бедренной кости, несколько остеонируются с возрастом. Основные костные структуры (периостальная, мезостальная и эндостальная) нечетко дифференцированы и не всегда отграничены между собой. Остеоны развиты слабо, преобладают примитивные, неотграниченные, очень мелкие. У некоторых видов пищух (степной, северной) в плечевой и большой берцовой костях встречаются исключительно остеоны этого типа. Общее количество остеонов в 1 мм<sup>2</sup> площади поперечного сечения у пищух в пять-восемь раз меньше, чем у зайцев.



У пищух не выражен столь характерный для бедренной кости зайцев признак, как развитие шарпеевских волокон в определенных участках компактного слоя. Значительно беднее сосудистыми каналами, чем у зайцев, и компактное вещество костей конечностей пищух. Видовые различия в микроструктуре сравниваемых пищух недостаточно определены.

### ОСОБЕННОСТИ МУСКУЛАТУРЫ

При сравнении мускулатуры зайцев и пищух оказалось, что нет особо существенных отличий в количестве главнейших мускулов, представляющих самостоятельные единицы, как на передней, так и на задней конечностях. Более подробный просмотр мышц конечностей — их топографии, степени обособленности, локализации мест крепления на костях и других признаков — выявил сравнительно небольшие различия между видами, входящими в состав двух сравниваемых семейств.

Мускулы органов опоры и движения топографически принято разбивать на ряд определенных областей, которые в свою очередь подразделяются на функциональные группы соответственно их действию на суставы. Приводимые данные, касающиеся мест крепления и локализации мускулов передней и задней конечности, а также спины зайцеобразных, в общем соответствуют описанию, представленному в работе Дондогина (1950). Однако заключения этого автора о степени развития отдельных мускулов и мышечных групп, основанные лишь на визуальном просмотре, не во всех случаях оказались достоверными. Поэтому наибольший интерес представляет их размерная характеристика, которая позволяет выявить существенные различия в мускулатуре пищух и зайцев. Относительный вес мышечной массы передней, задней конечностей и мускулов спины (в % к весу тела) заметно различается в обеих исследованных группах (табл. 40).

Т а б л и ц а 40

Относительный вес некоторых мышечных групп (в % к весу тела)

	Пищухи					Зайцы				
	даурская	степная	монгольская	большеухая	красная	толай	дикий кролик	маньчжурский	беляк	русак
Мышцы спины . . .	1.08	1.00	1.00	1.40	1.30	4.56	4.70	3.00	4.25	4.40
Мышцы передней конечности . . .	2.90	4.10	4.00	4.10	4.52	3.70	4.70	3.36	4.70	4.82
Мышцы задней конечности . . .	3.27	4.08	4.04	4.60	5.17	8.60	9.06	6.88	9.30	8.50
Сумма мышц спины и конечностей . . . . .	7.25	9.18	9.40	10.10	10.99	16.8	18.40	13.20	18.50	17.70

Особенно резко различаются пищухи и зайцы степенью развития мышц — разгибателей спины: они значительно мощнее у зайцев, чем у пищух. Усиление спинных мышц у зайцев, так же как и вышеуказанные особенности строения их позвоночника (удлинение поясничного отдела, увеличение тел позвонков и сильное развитие отростков в поясничном отделе), связано с их передвижением сильными прыжками. Этот способ бега требует значительного укрепления позвоночника и вместе с тем активного участия мускулов как его разгибателей, так и сгибателей. Наиболее эффективная работа этих мышц проявляется в самый ответственный мо-

мент движения — в период опоры задних конечностей о субстрат, сопровождаемый подъемом тела и проталкиванием его вперед. Поэтому не случайно, что у зайцев мускулатура спины в три-четыре раза мощнее, чем у пищух.

Исследованные нами разгибатели спины зайцеобразных, располагающиеся единой мускульной лентой сверху позвоночника, у зайцев достигают значительной массивности, особенно в области поясницы. На обширных фасциальных образованиях разгибателей спины (длиннейшая мышца *m. longissimus dorsi* и подвздошно-реберный мускул *m. iliocostalis*) в области крестца прикрепляется часть мышечных волокон ягодичных мышц, которые представляют как бы естественное продолжение на задних конечностях спинной мускулатуры. В сгибании позвоночника участвуют квадратная поясничная (*m. quadratus lumborum*) и комплекс подвздошно-поясничных мышц (*m. ilio-psoas*). У зайцеобразных они начинаются с последних грудных позвонков.

Как и в строении скелета, показательно для сравниваемых групп животных соотношение развития мускулатуры передних и задних конечностей. У пищух относительный вес мышц передних и задних конечностей примерно одинаков — от 1.00 : 1.00 до 1.00 : 1.14, у зайцев же соотношение другое — от 1.0 : 1.8 до 1.0 : 2.3. Отношение веса всех мышц передней конечности к весу тела у пищух составляет 2.9—4.5%, тогда как у зайцев оно в среднем выше и лежит в пределах 3.66—4.82%. Что же касается весовых различий мышц задней конечности, то они несравненно больше у зайцев (6.8—9.3%), чем у пищух (3.27—5.17%). Таким образом, у зайцев явно превалирует мышечная масса задних конечностей, что находит объяснение в характере движения этих животных.

Достоверность функционального значения указанных различий подтверждается с помощью расчетов константы относительного роста (табл. 41). Выявленные отличия в весе мускулатуры органов движения можно рассматривать аналогично особенностям пропорций скелета, как приспособление к определенной локомоторной деятельности представителей двух семейств.

Т а б л и ц а 41

Константы относительного роста мышц конечностей

		$\alpha$	$\alpha$
Вес мышц передней конечности	пищухи . . . . .	1.2921	52°
	зайцы . . . . .	1.2372	51
Вес мышц задней конечности	пищухи . . . . .	1.4090	54
	зайцы . . . . .	1.1072	47

### Мускулатура передней конечности

Мускулатуру передней конечности зайцеобразных составляют 41—43 отдельные мышцы, которые у пищух и зайцев могут сохранять самостоятельность или сливаться в определенные комплексы. На передней конечности рассматривались следующие мышечные группы: мышцы переднего пояса, плечевого, локтевого и запястного суставов.

Несмотря на то что у пищух и зайцев не было большого расхождения в относительном весе всей мышечной массы передних конечностей (табл. 40), совершенно определенные различия выявляются в степени развития как более крупных, так и более мелких отдельных функциональных групп

мускулов. Эти различия обнаруживаются не только между представителями разных семейств, но и между многими отдельными видами. Прежде всего обращает внимание большая массивность у пищух всех мышц переднего пояса (47.3—51.5% от веса всех мышц передней конечности). Лучшим развитием мускулов данной группы выделяются пищухи небольшой величины — даурская, монгольская и малая, или степная. У зайцев в среднем относительный вес мышц переднего пояса меньше — от 43.0 до 49.1%. В этом семействе указанные мускулы наиболее усилены у дикого кролика (табл. 42).

Т а б л и ц а 42

Вес некоторых мышц передней конечности (в % к сумме веса всех ее мышц)

Мышцы	Пищухи					Зайцы				
	даурская	степная	монгольская	большая	красная	толай	дикий кролик	маньчжурский	белый	русак
Переднего пояса	51.5	50.4	51.0	47.3	48.3	46.3	49.1	43.0	44.0	47.5
Плечевого сустава	19.5	20.4	19.8	20.2	22.0	27.1	24.8	27.3	27.2	25.2
Локтевого сустава	19.7	20.3	20.7	24.4	20.7	20.1	18.4	21.4	22.4	20.6
Кисти и пальцев	9.1	8.7	8.6	8.4	9.1	6.5	7.6	8.5	6.6	6.6

Иное соотношение величины относительного веса мышц плечевого сустава: они значительно лучше развиты у зайцев, нежели у пищух (соответственно 24.8—27.3 и 19.5—22.0%). Примерно в одинаковой степени эти мускулы усилены у белая, маньчжурского зайца и толая, среди пищух наиболее слабые мышцы плечевого сустава у мелких пищух — даурской, монгольской и степной. Если мышцы, действующие в локтевом суставе, у представителей сравниваемых семейств развиты более или менее равномерно, то мускулы кисти и пальцев, как и мышцы переднего пояса, значительно лучше развиты у пищух (8.4—9.1%), нежели у зайцев (6.5—8.5%). Среди пищух наиболее массивны указанные мускулы у даурской и красной, а среди зайцев — у маньчжурского зайца и дикого кролика.

Рассмотрим более подробно качественные и количественные особенности мышц, входящих в каждую из упомянутых групп мускулов передней конечности.

Мускулатура переднего пояса представлена следующими мышцами<sup>3</sup> (рис. 12, 13). 1—3 — три порции трапециевидного мускула (*m. m. clavo-, acromio-, spinotrapezius*), 4—6 — три порции ромбовидного мускула (*m. m. rhomboideus cervicalis, rh. thoracalis, rh. capitis*), 7 — широчайшая мышца спины (*m. latissimus dorsi*), 8 — грудино-сосцевидная (*m. sterno-mastoideus*; на рис. 12 и 13 не видна), 9 — ключично-сосцевидная (*m. cleido-mastoideus*), 10 — грудные мышцы (*m. m. pectoralis*), 11 — подключичная мышца (*m. subclavius*)<sup>4</sup>, 12 — зубчатая вентральная мышца (*m. serratus ventralis*), 13 — плече-атлантная мышца (*m. omotransversarius*). Трапециевидная мышца лишь у пищух представлена тремя самостоятельными порциями, тогда как у зайцев она подразделяется на две части — шейную и спинную. Плече-атлантный мускул может быть подразделен на две порции у зайцев, у пищух он чаще представлен единой мышечной

<sup>3</sup> Порядковые номера мышц в тексте соответствуют их нумерации на схематических рисунках мест их начала и окончания на костях конечностей и поясов.

<sup>4</sup> Этот мускул Дондогин включает в грудную мышцу как ее подлопаточную порцию. Фактически только у зайцев имеется полное сращение.

лентой. Ввиду отсутствия у зайцев ключицы шейная порция трапециевидного мускула, плече-атлантный, а также ключичная часть дельтовидной мышцы имеют тенденцию к слиянию, в результате чего образуется, как у копытных и некоторых хищных, комплексный мускул, называемый А. Ф. Климовым (1955) и другими плече-головным (*m. brachiocephalicus*). Грудные мышцы достаточно хорошо обособлены у хищных и состоят из наружной, внутренней и брюшной частей, у зайцев брюшная порция мускула отсутствует, остальные трудно поддаются разделению. У зайцев в большей мере, чем у хищных, грудные мускулы входят в непосредственное соединение с мышцами плеча и шеи. У представителей этого же семейства более дифференцированной оказывается и зубчатая мышца, состоящая из двух самостоятельных порций, хорошо заметных по месту окончания на лопатке. У хищных этот мускул оказывается более слитным, особенно в проксимальной части.

Действие мышц переднего пояса весьма сложно и многообразно. Сокращением отдельных мускулов и их частей данной группы осуществляются разнообразные движения лопатки и проксимального конца плечевой кости. При фиксированном положении лопатки, т. е. при нижней опоре мускулов сокращением частей трапециевидной, ромбовидной, плече-атлантной и др. мышц, производятся разнообразные движения головы. Действия грудных мускулов и широчайшей мышцы спины особенно существенны для перемещения туловища вперед при опоре на переднюю конечность. Зубчатая мышца, как известно, принимает основное участие в поддержании тяжести тела, фиксируя его между передними конечностями.

Что касается изменения величины относительного веса отдельных мускулов переднего пояса, то степень их развития весьма различна. У хищных в первую очередь выделяются сравнительно мощным развитием мускулы шеи, участвующие в движении головы, они составляют у них от 8.8 до 12.4%, у зайцев же — 6.7—9.6% (табл. 43).

В отличие от шейных мышц грудные и широчайшая мышца спины слабее развиты у хищных (15.4—19.3%) и относительно преобладают у зайцев (18.4—22.2%). Обращает внимание, что среди зайцев грудные мышцы сильно развиты у русака и толая. Представители двух семейств различаются и величиной относительного веса зубчатой мышцы: она мощнее у зайцев (9.5—11.3%), чем у хищных (7.5—9.0%). Более чем у других зайцев, зубчатая мышца ослаблена у маньчжурского; среди хищных эта мышца имеет максимальный относительный вес у наиболее крупного вида — красной хищницы.

Мускулы, действующие в плечевом суставе, следующие: 14—16 — три порции дельтовидного мускула (*m. m. spino-, acromio-, clavodeltoideus*), 17 — предостная мышца (*m. supraspinatus*), 18 — заост-

Т а б л и ц а 43

Вес некоторых мышц плечевого пояса зайцеобразных  
(в % к весу всех мышц передней конечности)

Мышцы	Хищные					Зайцы				
	лаурская	степная	монголь- ская	больше- ухая	красная	толай	дикий кролик	мань- журский	белый	русак
Шея . . . . .	12.4	11.4	10.7	10.6	8.8	6.7	9.6	7.6	7.6	7.9
Грудные и широчайшая спины	19.3	15.4	17.8	18.0	17.8	21.0	19.2	18.4	19.2	22.2
Зубчатая . . . . .	7.6	7.5	7.8	7.9	9.0	11.3	10.7	9.5	10.8	10.5

I

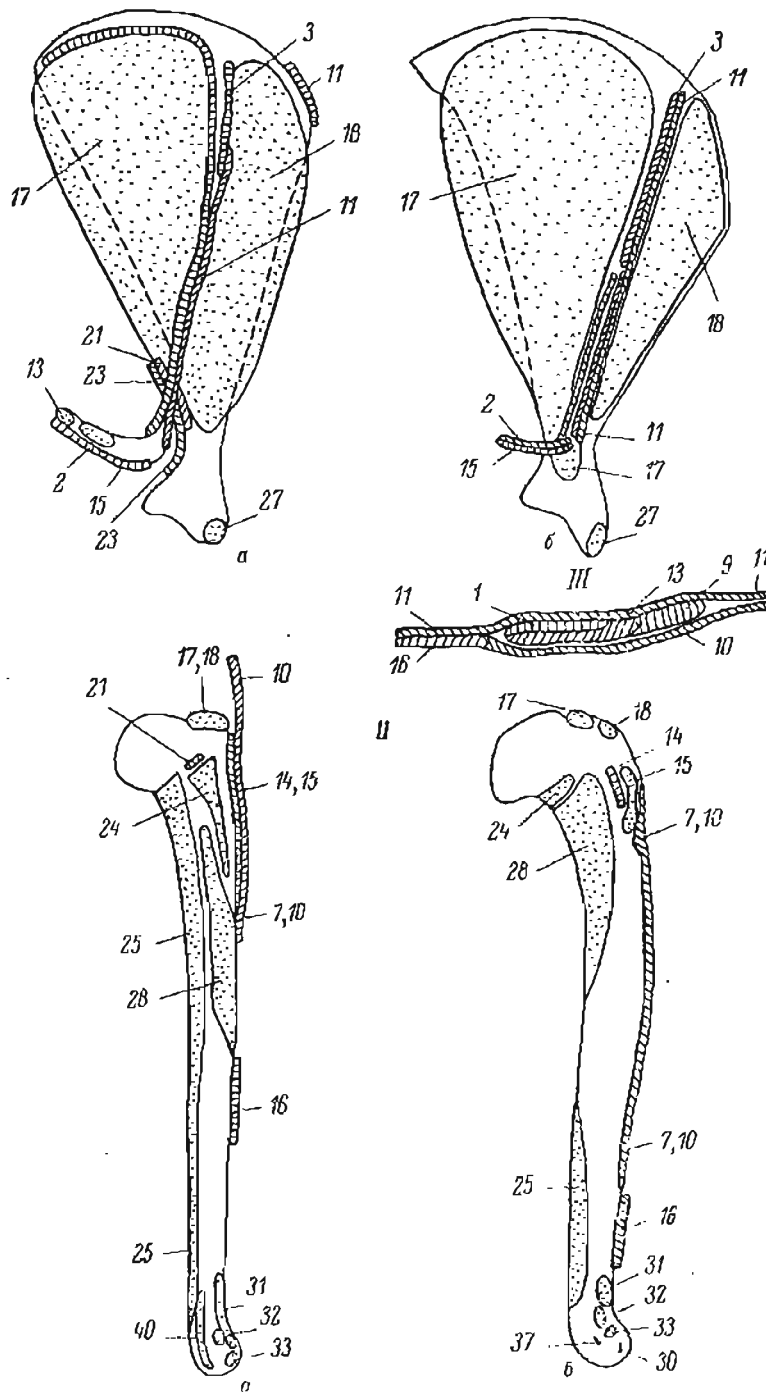


Рис. 12. Места крепления мускулов на лопатке (I), плечевой кости (II) и ключице (III). Латеральная поверхность.

a — заяц-беляк; б — монгольская пищуха. 1 — m. clavotrapezius; 2 — m. acromiotrapezius; 3 — m. spinotrapezius; 9 — m. cleido-mastoidicus; 10 — mm. pectoralis; 11 — m. subclavius; 13 — m. omotransversarius; 14—16 — m.m. spino, acramio, clavodeltoideus; 17 — m. supraspinatus; 18 — m. infraspinatus; 22—25 — mm. anconeus longus, lateralis, medialis; 27 — m. biceps brachii; 28 — m. brachialis; 30 — m. supinator; 31 — m. ext. carpi radialis; 32 — m. ext. digitorum communis; 33 — m. ext. digitorum lateralis; 37 — m. fl. carpi ulnaris; 40 — m. fl. digitorum sublimis.

ная (*m. infraspinatus*), 19 — подлопаточная (*m. subscapularis*), 20—21 — большая и малая круглые мышцы (*m.m. teres major et minor*), 22 — клювовидно-плечевая мышца (*m. coracobrachialis*). Из указанных мышц у пищух полностью отсутствует малый круглый мускул. Среди

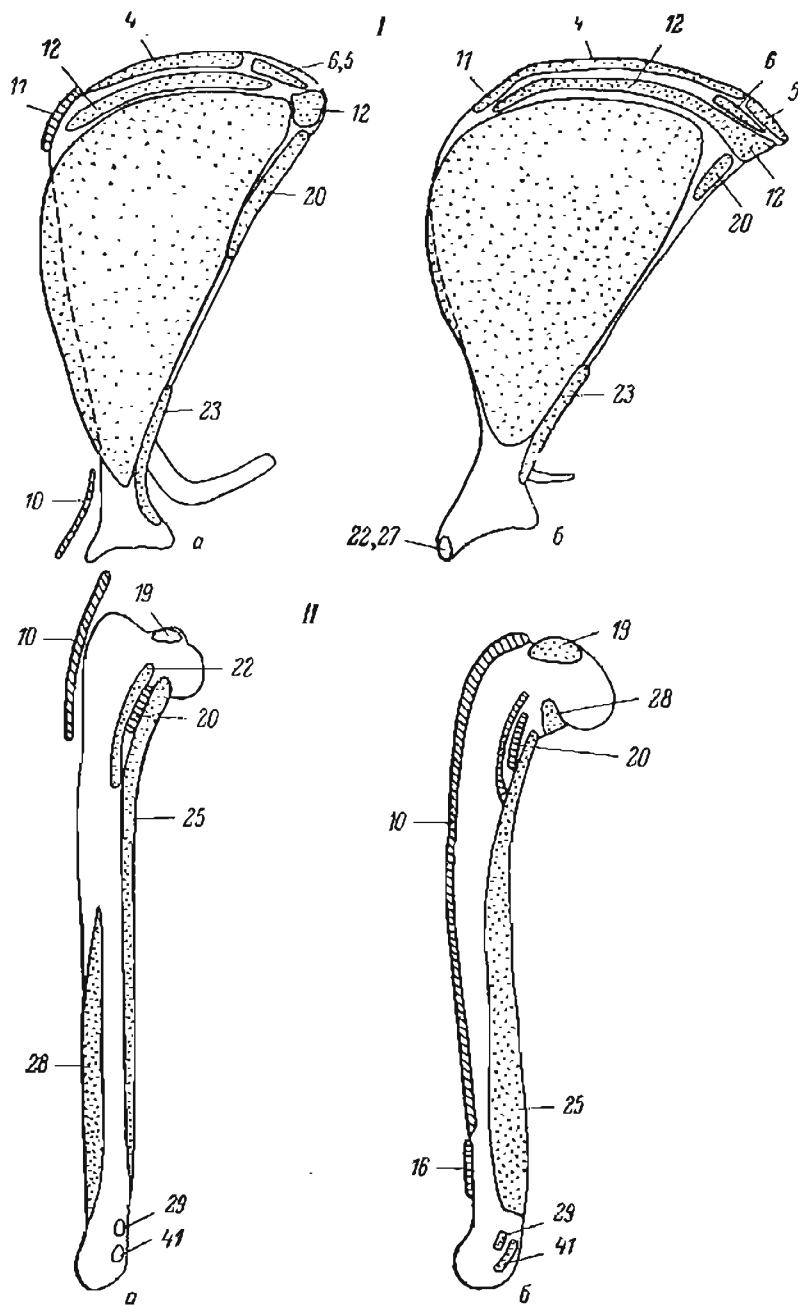


Рис. 13. Места крепления мышц на лопатке (I) и плечевой кости (II). Медиальная поверхность.

а — заяц-беляк; б — монгольская пищуха. 4—6 — *m.m. rhomboideus cervicalis, thoracalis, capitis*; 12 — *m. serratus ventralis*; 19 — *m. subscapularis*; 20, 21 — *m.m. teres major, minor*; 22 — *m. coracobrachialis*; 29 — *m. pronator teres*; 41 — *m. fl. digitorum profundus*. Остальные обозначения те же, что и на рис. 14.

других мышц данной группы особых различий у пищух и зайцев не обнаружено.

К собственным разгибателям плечевого сустава относятся предостная, клювовидно-плечевая, к сгибателям — дельтовидные и круглые мышцы. Отведение и приведение конечности в плечевом суставе выполняют

подлопаточная и заостренная мышцы. Однако у зайцев в соответствии с преимущественным движением передней конечности в передне-заднем направлении эти мышцы в большей мере участвуют в сгибательно-разгибательных движениях конечности в плечевом суставе.

Среди мускулов плечевого сустава большим относительным весом выделяется у зайцев надостный мускул лопатки (табл. 44), активно участвующий в разгибании плечевого сустава. Особенно велик он у беляка и маньчжурского зайца. Возможно, хорошее развитие мышцы у них зависит от большой высоты прыжка, свойственного им. Сходные размеры имеет и большой круглый мускул, также преобладающий у зайцев.

Таблица 44

Вес некоторых мышц плечевого сустава зайцеобразных (в % к весу всех мышц передней конечности)

Мышцы	Пищухи					Зайцы				
	даурская	степная	монгольская	большая	красная	толай	дикий кролик	маньчжурский	беляк	русак
Надостная . . .	4.5	5.0	4.1	4.5	4.7	7.2	6.6	8.2	8.1	7.8
Большая круглая	4.5	3.9	3.8	3.4	3.6	5.6	5.1	4.8	4.8	4.5
Подлопаточная . .	4.5	4.9	4.1	4.5	4.7	4.8	5.1	4.7	4.9	4.4

Мускулатуру локтевого сустава составляют (рис. 12, 13): 23—25—три головки трехглавой мышцы плеча (*m. m. anconeus longus, lateralis, medialis*), 26 — напрягатель фасции предплечья (*m. tensor fasciae antibrachii, dorsoepithrochlearis*, на рис. 12, 13 не виден), 27 — двуглавая мышца (*m. biceps brachii*), 28 — плечевая мышца (*m. brachialis*) и 29 — круглый пронатор (*m. pronator teres*).

В этой группе мускулов особых отличий между пищухами и зайцами не обнаружено (табл. 45). Лишь двуглавый мускул у пищух состоит из двух головок по месту отхождения от лопатки. Плечевой мускул, наоборот, у зайцев состоит из двух частей, сливающихся в одно мускульное брюшко в дистальной части мышцы.

К собственно разгибателям локтевого сустава относятся все головки трехглавой мышцы и напрягатель фасции, сгибателями же являются двуглавый и плечевой мускулы. У пищух плечевой мускул участвует в пронации кисти, так как начинается на латеральной стороне плеча. У зайцев же плечевой мускул в большей степени выполняет функцию сгибания конечности в локтевом суставе, возможности же для пронации конечности у этого мускула крайне ограничены, так как он начинается на передней стороне плечевой кости. Ко всему сказанному следует добавить, что у пищух хорошо выражен круглый пронатор, ослабленный у зайцев. Развитие указанных мускулов у пищух, несомненно, связано с известной мультифункциональностью их передней конечности. Вместе с тем следует отметить, что наиболее крупные мышцы, такие как длинная и латеральная головки трехглавого мускула плеча, у сравниваемых представителей развиты более или менее равномерно.

Движение кисти и пальцев осуществляется следующими мускулами (рис. 12—14): 30 — супинатор (*m. supinator*), 31 — длинный лучевой разгибатель кисти (*m. ext. carpi radialis*), 32 — общий разгибатель пальцев (*m. ext. digitorum communis*), 33 — латеральный разгибатель пальцев (*m. ext. digitorum lateralis*), 34 — длинный разгибатель

первого пальца (*m. ext. pollicis longus*), 35 — отводящая мышца первого пальца (*m. abd. pollicis longus*), 36 — локтевой разгибатель кисти (*m. ext. carpi ulnaris*).

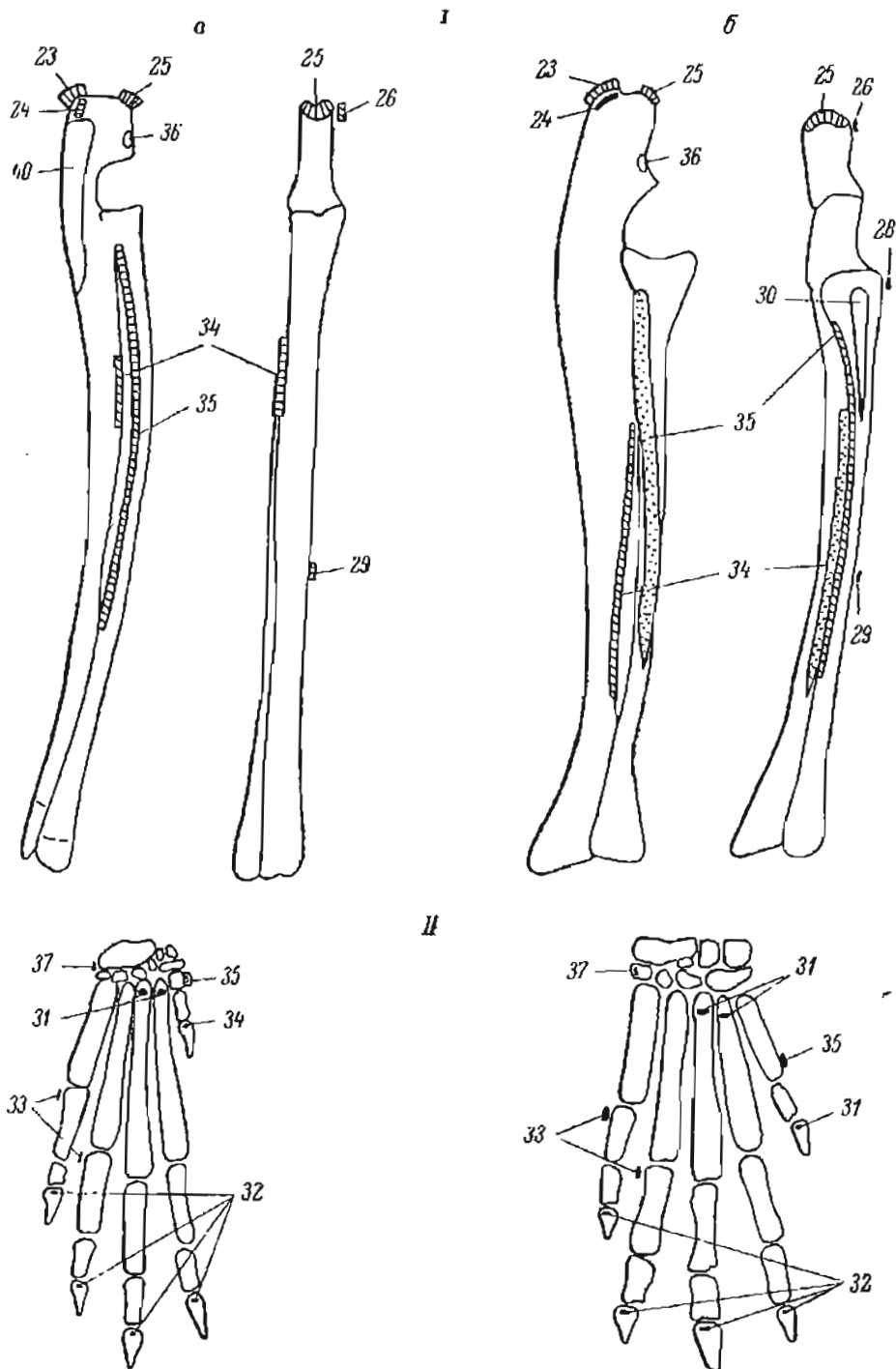


Рис. 14. Места крепления мускулов на костях предплечья (I) и кисти (II). Кости предплечья — латеральная и дорсальная стороны. Кости кисти — тыльная поверхность.

а — заяц-беляк; б — монгольская пищуха. 34 — *m. ext. pollicis longus*; 35 — *m. abd. pollicis longus*; 36 — *m. ext. carpi ulnaris*. Остальные обозначения те же, что и на рис. 12.

*carpi ulnaris*), 37 — локтевой сгибатель запястья (*m. fl. carpi ulnaris*), 38 — лучевой сгибатель запястья (*m. fl. carpi radialis*, на рис. 12—14 не виден), 39 — длинная ладонная мышца (*m. palmaris longus*, на рис. 12—14 не видна), 40—41 — поверхностный и глубокий сгибатель пальцев (*m. m. fl. digitorum sublimis et profundus*).



Вес мышц локтевого сустава зайцеобразных (в % к весу всех мышц передней конечности)

Мышцы	Пищухи					Зайцы				
	лаурская	степная	монголь- ская	больше- ушная	красная	толай	дикий кролик	маньч- журский	беляк	русак
Разгибатели . . .	15.0	15.8	16.2	20.3	16.4	16.4	14.9	16.8	17.6	16.9
Сгибатели . . . .	4.7	4.4	4.5	4.2	4.3	3.7	3.5	4.7	5.0	3.7
Длинная трехгла- вая . . . . .	9.8	11.2	10.9	9.0	10.5	10.2	8.9	10.6	10.2	10.3
Латеральная трех- главая . . . . .	3.0	2.7	3.3	9.2	4.0	4.3	3.8	4.5	5.0	4.7
Двуглавая . . . .	2.3	2.1	2.1	2.0	2.3	2.6	2.6	3.2	2.8	2.6
Круглый пронатор	0.6	0.5	0.4	0.6	0.3	0.2	0.2	0.3	0.1	0.1

Лучевой разгибатель запястья у пищух состоит из двух самостоятельных головок, у зайцев он имеет одно мускульное брюшко, от которого, однако, отходят два сухожилия. Лучше дифференцирован у пищух и латеральный разгибатель пальцев: в дистальной части мышцы он как бы разбивается на отдельные самостоятельные головки соответственно двум сухожилиям, отходящим к пальцам. Несколько лучше выражена дифференциация и в других мускулах у пищух по сравнению с зайцами. Следует отметить, что такие мускулы, как супинатор и ладонная, имеются постоянно у пищух и могут отсутствовать у зайцев.

Все указанные мускулы у пищух, несомненно, развиты лучше, чем у зайцев (табл. 46).

Т а б л и ц а 46

Вес некоторых мышц кисти и пальцев зайцеобразных  
(в % к весу всех мышц передней конечности)

Мышцы	Пищухи					Зайцы				
	лаурская	степная	монголь- ская	больше- ушная	красная	толай	дикий кролик	маньч- журский	беляк	русак
Разгибатели кисти	3.4	3.4	3.2	3.1	3.2	2.0	2.9	2.9	2.2	2.1
Лучевой разгиба- тель . . . . .	1.4	1.3	1.2	1.2	1.0	0.7	1.3	1.4	0.9	0.9
Отводящая боль- шого пальца . .	0.4	0.4	0.4	0.5	0.5	0.3	0.4	0.2	0.2	0.25
Сгибатели кисти	5.5	5.2	5.4	5.4	5.9	4.5	4.7	5.7	4.5	4.5
Длинный сгиба- тель пальцев . .	2.6	2.6	2.6	2.8	2.8	1.9	2.3	2.5	2.2	2.1
Глубокий и поверх- ностный сгиба- тель пальцев . .	3.6	3.7	3.7	3.7	3.9	3.4	3.4	4.0	3.4	3.3

Относительно мощное развитие этих мышц у пищух может быть связано с весьма многогранной деятельностью, которая свойственна их передней конечности: они участвуют не только при беге как органы опоры и отталкивания, но и не менее часто используются как основные мускулы во время рытья. Следует также учесть, что бег пищух отличается от ти-

пичного галопа зайцев тем, что совершается по сильно пересеченной местности, когда важны не столько прыжки, сколько ловкий и быстрый упор на различные по форме и крутизне поверхности (камни в осыдях, склоны кавав и глубоких борозд, заросших бурьяном).

Небольшой относительный вес главных мускулов, а также меньшая степень их дифференциации или отсутствие некоторых из них могут быть отчасти связаны у зайцев со специализацией их конечности к быстрому бегу, во время которого важно ограничить вредное влияние вращения предплечья и исключить отведение пальцев. Поэтому не случайно, что такие мышцы, как отводящая большого пальца, все разгибатели кисти, длинный сгибатель пальцев и др. имеют в общем меньший относительный вес у зайцев.

### Мускулатура задней конечности

Различия в мускулатуре зайцев и пищух еще больше, чем на передней конечности, проявляются в отдельных мышечных группах задней конечности, производящих движения во всех суставах (тазобедренном, коленном, голеностопном и др.). Об этом свидетельствует соотношение веса мышечных комплексов различных суставов (табл. 47). Если у зайцев явно преобладают мускулы тазобедренного и коленного суставов, то мышцы голеностопного сустава, а также мускулатура, приводящая в движение стопу и пальцы, усилены у пищух.

Т а б л и ц а 47

Вес некоторых мышц задней конечности зайцеобразных  
(в % к весу всех ее мышц)

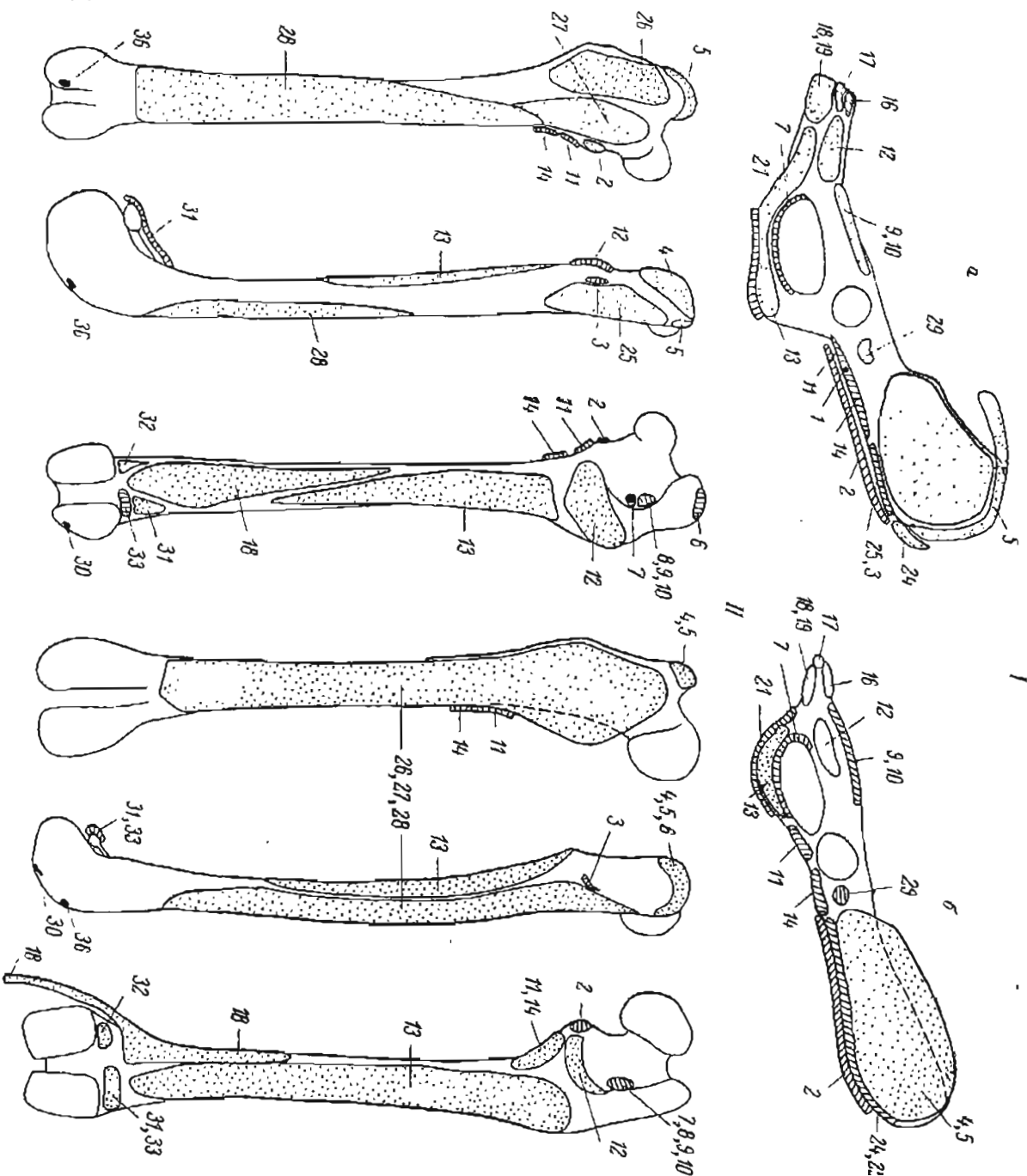
Мышцы	Пищухи					Зайцы				
	лаурская	степная	монголь- ская	больше- ухая	красная	толай	дикий кролик	маньч- журский	белый	русак
Тазобедренного сустава . . . . .	63.6	63.2	66.5	65.5	63.5	70.8	70.0	72.3	69.0	70.7
Разгибатели ко- ленного сустава	15.8	17.5	16.0	16.3	17.4	17.2	15.6	18.0	17.0	16.2
Разгибатели голе- ностопного су- става . . . . .	11.9	10.7	10.2	10.6	10.0	6.9	8.4	10.3	8.0	7.5
Стопы и пальцы	8.7	7.6	7.9	7.4	7.9	5.2	6.0	6.5	5.9	5.6

Рассмотрим подробнее особенности строения функциональных мышечных комплексов и отдельных мускулов задней конечности. Движения в тазобедренном суставе осуществляются следующими мышцами (рис. 15): 1 — малая поясничная (m. psoas minor), 2 — подвздошно-поясничная (m. ilio-psoas), 3 — поверхностная ягодичная (m. gluteus superficialis), 4 — средняя ягодичная (m. gluteus medius), 6 — малая ягодичная (m. gluteus minor), 6 — грушевидная (m. piriformis), 7—8 — запирающие мышцы (m. m. obturator internus et externus), 9—10 — близнецовые мышцы (m. m. gemelli cranialis et caudalis), 11 — гребешковая мышца (m. pectineus), 12 — квадратная мышца бедра (m. quadratus femoris), 13—14 — отводящие мышцы (m. adductores maximus et longus), 15—16 — двуглавые мышцы бедра (m. m. biceps anticus et posticus), 17 — полусухожильная мышца (m. semitendinosus), 18 — полуперепончатая (m. semimembranosus), 19 — предполуперепончатая (m. praesemimem-

рис. 15. Места крепления мышц на костях таза (I) и бедра (II). Тазовые кости — латеральная поверхность, бедро — дорсальная, латеральная и плантарная поверхности.

a — задн-бедняк; б — ноготковая дышка.

1 — m. psoas minor; 2 — m. ilio-psoas; 3 — m. gluteus superficialis; 4 — m. gluteus medius; 5 — m. gluteus minor; 6 — m. piriformis; 7, 8 — m. m. obturatorii; 9, 10 — m. m. gemelli; 11 — m. pectineus; 12 — m. quadratus femoris; 13, 14 — m. m. adductor maximus et longus; 15, 16 — m. m. biceps; 17 — m. semitendinosus; 18 — m. semimembranosus; 19 — m. praesemimembranosus; 20, 21 — m. gracilis; 24 — m. sartorius; 25 — m. tensor fasciae latae; 26—28 — m. m. vastus lateralis, medialis, intermedius; 29 — m. rectus femoris; 30 — m. popliteus; 31, 32 — m. m. gastrocnemius lateralis et medialis; 33 — m. plantaris; 36 — m. ext. digitorum longus.



branosus), 20—21 — стройная мышца (*m. gracilis anterior et posterior*),<sup>5</sup> 22 — тончайшая мышца (*m. tenuissimus*, на рис. 15 не видна),<sup>6</sup> 23—25 — портняжная и напрягатель фасции бедра (*m. m. sartorius et tensor fascia latae*).

По локализации мест прикрепления (рис. 15) и соответственно характеру действия указанные мышцы могут быть разбиты на разгибатели, сгибатели, вращатели, приводящие и отводящие конечность.

Разгибание тазобедренного сустава выполняют ягодичная группа мускулов (средняя ягодичная и малая ягодичная) и заднебедренная группа<sup>7</sup> (квадратная бедра, двуглавые мышцы, тончайший мускул, полусухожильный, аддукторы, полуперепончатый и предполуперепончатый, стройный задний). Сгибание в тазобедренном суставе производят следующие мышцы: малая поясничная и подвздошно-поясничная, гребешковая, напрягатель фасции бедра и портняжная. Мышцы, отводящие конечность, — поверхностная ягодичная, близнецовые и запираательные; приводящие конечность — гребешковая, длинный аддуктор, передняя стройная.

Естественно, что указанное подразделение мускулов относительно, так как их действие может быть и иным в зависимости от положения конечности и характера последовательности включения мышц. Отмеченные здесь особенности мышц все же дают возможность судить об основных функциях мускулов конечности.

Ягодичная мускулатура, принимающая участие в разгибании тазобедренного сустава, характеризуется у хищников более широким и мясистым креплением на подвздошной кости. У зайцев же эти мускулы более сухожильны и, как уже указывалось, частично начинаются на фасции длиннейшей мышцы спины. Собственно ягодичные мышцы (средняя и малая) у зайцев хорошо обособлены, у хищников же сливаются в единый комплекс, в который включается и грушевидная мышца. Поверхностная ягодичная мышца более самостоятельна лишь у зайцев, у которых она налегает на среднюю ягодичную мышцу (начало ее на пояснично-крестцовой фасции, окончание — третий вертел). У хищников же поверхностная ягодичная мышца оказывается более тесно слитой с напрягателем фасции бедра (у зайцев последние две мышцы, так же как и поверхностная ягодичная, самостоятельны). Если у многих млекопитающих поверхностная ягодичная мышца участвует в отведении конечности, то у зайцев она может принимать участие и в разгибании тазобедренного сустава.

Мышцы заднебедренной группы по праву могут считаться наиболее мощными разгибателями тазобедренного сустава. Таковы квадратная мышца бедра, полуперепончатая и некоторые другие, оканчивающиеся на бедренной кости. Однако самые мощные из заднебедренных мышц — двусуставные, оканчивающиеся на костях голени, могут оказывать действие и на другие суставы, как, например, коленный, обуславливая его сгибание, которое оказывается нежелательным во время быстрого бега. В соответствии с указанным у быстробегающих животных — копытных, некоторых грызунов и хищных — эти мускулы отличаются особенно проксимальным прикреплением на костях голени. Перемещение крепления двусуставных мышц в свою очередь препятствует сгибанию коленного сустава, что особенно важно в самый ответственный момент движения, а именно во время разгибания всех основных суставов задней конечности. Среди

<sup>5</sup> Передняя стройная мышца ошибочно описана Дондогиным как портняжная.

<sup>6</sup> Дондогин принял эту мышцу за третью головку двуглавой. Тончайшая мышца начинается тонким сухожилием от первого хвостового позвонка и оканчивается на дистальной части латеральной стороны большой берцовой кости.

<sup>7</sup> Совершенно неверно оценено действие двусуставных мышц из группы заднебедренных Дондогиным, который указывает, что первейшим и основным действием этих мышц следует считать сгибание коленного сустава.

представителей изученного отряда наблюдаются следующие особенности крепления главнейших двусуставных мускулов. Передняя двуглавая мышца бедра зайцев оканчивается не на костях голени, что наблюдается у большинства пищух, а на коленной чашечке крепким и длинным сухожилием. Задняя двуглавая мышца у зайцев крепится широким сухожилием в проксимальной части большой берцовой кости и в области суставной сумки коленного сустава, и таким образом этот мускул имеет возможность активно участвовать в разгибании коленного сустава наряду с его основным действием — разгибанием тазобедренного. В связи с изменением функции частей двуглавой мышцы у зайцев обе порции вполне самостоятельны, у пищух же они слиты.

Одной из существенных особенностей мускулов задней конечности зайцеобразных следует считать образование комплексных мышц, как наблюдается и у многих копытных. Для всех зайцеобразных характерно образование сложного мускула путем слияния большого аддуктора с двумя полуперепончатыми мышцами, которые оканчиваются по всей плантарной стороне бедренной кости, заходя и на проксимальный конец большеберцовой кости (пищухи), либо распространяясь и на область коленного сустава (зайцы). Естественно, что слияние полуперепончатых мышц, являющихся разгибателями тазобедренного сустава, с аддукторами позволяет оценивать и действие этого сложного мускула как разгибателя того же сустава.

Особый интерес представляют задняя стройная и полусухожильная мышцы, слившиеся только у зайцев в дистальной части. Обе эти мышцы, как и у других млекопитающих, начинаются на тазовых костях с разных участков (рис. 15), их общее же сухожилие (широкое и относительно длинное) оканчивается на проксимальной части гребня большой берцовой кости. От проксимального конца этого сухожилия, перпендикулярно ему, отходит у зайцев не менее мощный тяж, оканчивающийся на бугре пяточной кости совместно с икроножными мускулами. Таким образом, у зайцев этот сложный мускул действует как разгибатель не только тазобедренного, но и голеностопного сустава (сгибание коленного в силу близости места прикрепления мышц к оси движения, видимо, легко исключается действием мышц — разгибателей этого сустава). У пищух же указанные мускулы оканчиваются на дистальном конце сильно развитого гребня большой берцовой кости, поэтому производимое ими сгибание коленного сустава весьма интенсивно. Такое единовременное действие стройной и полусухожильной мышц позволяет зайцам быстро производить одномоментные скоростные перемещения сегментов конечности, необходимые при прыжке и галопе.

Весовые соотношения отмеченных функциональных групп мускулов и отдельных мышц, действующих в тазобедренном суставе (табл. 48), также отражают различия в характере их деятельности, свойственные пищухам и зайцам. Наиболее существенные из них — в величине разгибателей тазобедренного сустава, которые в общем лучше развиты у зайцев, нежели у пищух. У последних наибольшая величина относительного веса этих мышц у крупных видов — у большеухой и монгольской (некоторое уменьшение относительного веса — у красной пищухи). Среди зайцев наибольшей мощности разгибатели достигают у сравнительно мелкого зайца — толая, несколько меньше они у русака, беляка и маньчжурского. Минимальный же относительный вес разгибателей тазобедренного сустава обнаружен у дикого кролика, а также у даурской пищухи.

Из мышц — разгибателей тазобедренного сустава зайцев — особенно показательна заднебедренная группа мускулов. Их относительный вес больше у зайцев, чем у пищух. У последних он варьирует от 20.5 до 22.5%, у зайцев же — от 25.0 до 29.5%. Максимального развития указанная группа мускулов достигает у русака и толая. В свою очередь среди мускулов данной группы более других выделяется двуглавый мускул бедра.

Вес некоторых групп и отдельных мышц тазобедренного сустава зайцеобразных (в % к весу всех мышц задней конечности)

Мышцы	Пищухи					Зайцы				
	даурская	степная	монгольская	большеехал	красная	толай	дикий кролик	маньчжурский	беляк	русак
Сгибатели тазобедренного сустава	14.3	15.1	16.8	14.8	15.3	14.9	17.5	16.0	14.5	15.2
Разгибатели тазобедренного сустава . . . .	47.9	48.2	51.2	51.1	48.2	56.0	50.2	52.9	52.1	52.4
Заднебедренные . .	21.7	20.5	22.7	22.5	21.7	29.5	26.6	25.0	27.1	29.2
Стройная и полусухожильная . .	6.4	5.8	7.1	6.2	7.0	7.8	7.8	8.2	8.6	8.8
Двуглавая . . . .	15.0	14.5	15.1	16.1	14.3	21.4	18.4	16.4	18.2	20.2
Ягодичные . . . .	8.0	9.6	8.6	9.8	8.3	7.6	5.8	6.0	5.7	5.9

У пищух его относительный вес от 14.3 до 16.1%, у зайцев же — 16.4—21.4%. Что касается мощности передней двуглавой мышцы, то у наиболее крупных зайцев (беляк, русак) она составляет в среднем 73—69% от общего веса обеих порций (передней и задней двуглавой). У кролика и маньчжурского зайца передняя и задняя двуглавые мышцы по весу примерно равны. У пищух передняя двуглавая мышца значительно меньше задней двуглавой (у монгольской — 47, у степной и красной — 43—44%). Сходные отношения наблюдаются и в величине относительного веса стройной и полусухожильной мышц (у пищух 5.8—7.0, у зайцев 7.8—8.8%).

Совсем иные весовые соотношения наблюдаются в развитии ягодичной группы мускулов, которые у пищух массивнее, чем у зайцев (соответственно 8.0—9.8 и 5.7—7.6%). Следует указать, что Дондогин неверно оценил развитие ягодичных мышц, указывая, что они более мощные у зайцев. Можно предположить, что усиленное развитие ягодичных мышц несколько компенсирует менее мощно развитую у пищух мускулатуру спины. Как указывалось, при совместном действии всех этих мускулов происходит подъем тела при поступательном движении животных. Сильная ягодичная мускулатура пищух, состоящая из сравнительно коротких волокон и имеющая относительно большую площадь прикрепления, облегчает фиксацию положения тела при рытье. Судя по величине относительного веса мускулов, сгибатели тазобедренного сустава развиты примерно одинаково как у пищух, так и у зайцев.

Мускулатура коленного сустава состоит из следующих мышц (рис. 15): 26—29 — четырехглавая мышца бедра (*m. quadriceps femoris: vastus lateralis, vastus medialis, vastus intermedius et m. rectus femoris*), 30 — подколенная мышца (*m. popliteus*). Четырехглавая мышца бедра у зайцев достаточно четко разделена на соответствующие головки.<sup>8</sup> У пищух мышца разделяется лишь на две части — прямую мышцу бедра и слившиеся воедино три обширные мышцы (латеральную, медиальную и промежуточную). Как указывалось, в разгибании коленного сустава, кроме упомянутых частей четырехглавой мышцы бедра, принимает участие передняя двуглавая, напрягатель фасции бедра и портняжная. Эти мускулы у зайцев представлены самостоятельными единицами, у пищух же они слиты. Вместе с тем следует учесть, что одна из крупных головок четырех-

<sup>8</sup> Дондогин описал пять головок этой мышцы, включая и небольшой *m. sternalis*, который все же трудно отделим от обширной латеральной.

главой мышцы — прямая мышца наряду с основным действием участвует также и в сгибании тазобедренного сустава. Собственно сгибателем коленного сустава является подколенная мышца, однако это действие, как уже указывалось, легко могут выполнять и мощные заднебедренные мышцы.

У пищух относительно большим весом выделяется прямая мышца бедра (табл. 49), которая почти в полтора раза больше, чем у зайцев. Остальные головки четырехглавой мышцы бедра, а также слитые вместе портняжная, напрягатель фасции бедра и поверхностная ягодичная имеют больший относительный вес у зайцев, нежели у пищух. Такое распределение мышечной массы разгибателей коленного сустава не случайно. Прямая мышца вместе с ее антагонистом — ягодичными мускулами обеспечивает у пищух устойчивое положение тела при рытье. Вместе с тем этот мускул, располагаясь недалеко от оси тазобедренного сустава, сокращаясь, способствует проявлению скоростных движений пищух при беге, как бы компенсируя этим относительную укороченность конечностей.

Т а б л и ц а 49

Вес некоторых мышц коленного сустава зайцеобразных  
(в % к весу всех мышц задней конечности)

Мышцы	Пищухи					Зайцы				
	даурская	стелная	монгольская	большеухая	красная	толай	дикий кролик	маньчжурский	беляк	русак
Прямая бедра . . .	5.8	6.5	6.1	5.8	6.3	3.6	3.4	4.5	4.3	4.0
Латеральная, медиальная и промежуточная головки четырехглавой . . . .	10.0	10.9	10.8	10.6	11.0	11.4	12.1	13.5	12.7	11.5
Портняжная, напрягатель фасции бедра, поверхностная ягодичная . . . . .	6.6	6.1	4.5	6.4	6.9	6.7	6.7	8.5	7.2	7.2

Несколько иными причинами вызвано увеличение относительного веса разгибателей коленного сустава у маньчжурского зайца и кролика по сравнению с остальными видами зайцев. Надо полагать, что мощное развитие у них этих мышц обусловлено высоким подъемом тела при разгибании коленного сустава, что экономически невыгодно, и, видимо, имеет место лишь у зайцев, совершающих кратковременный бег прыжками среди кустарников и бурелома.

Мускулатура стопы и пальцев (рис. 16, 17): 31—32 — икроножные мышцы (*m. m. gastrocnemii lateralis et medialis*), 33 — подошвенная мышца (*m. plantaris*), 34 — камбаловидная мышца (*m. soleus*), 35 — передняя большеберцовая (*m. tibialis anterior*), 36 — длинный разгибатель пальцев (*m. ext. digitorum longus*), 37 — длинная малоберцовая (*m. peroneus longus*), 38 — широкая малоберцовая мышца (*m. peroneus brevis*), 39 — малоберцовая четвертого пальца (*m. peroneus digiti quarti*), 40 — малоберцовая мышца пятого пальца (*m. peroneus digiti quinti*), 41 — общий сгибатель пальцев (*m. fl. digitorum longus*), 42 — задняя большеберцовая (*m. tibialis posterior*).<sup>9</sup> В строении мускулатуры стопы и пальцев (но не в сте-

<sup>9</sup> Дондогин этот мускул называет *m. ext. hallicus longus*. Между тем по положению его следует отнести к группе сгибателей. Он расположен рядом с *m. fl. digitorum*

пени ее развития) у пищух и зайцев сравнительно мало существенных различий. Можно отметить, что у зайцев и кролика по сравнению с пищухами мало дифференцированы головки икроножной мышцы. В свою очередь у пищух передняя большеберцовая мышца на проксимальном конце имеет две головки, у зайцев же только одну. У пищух лучше дифференцированы

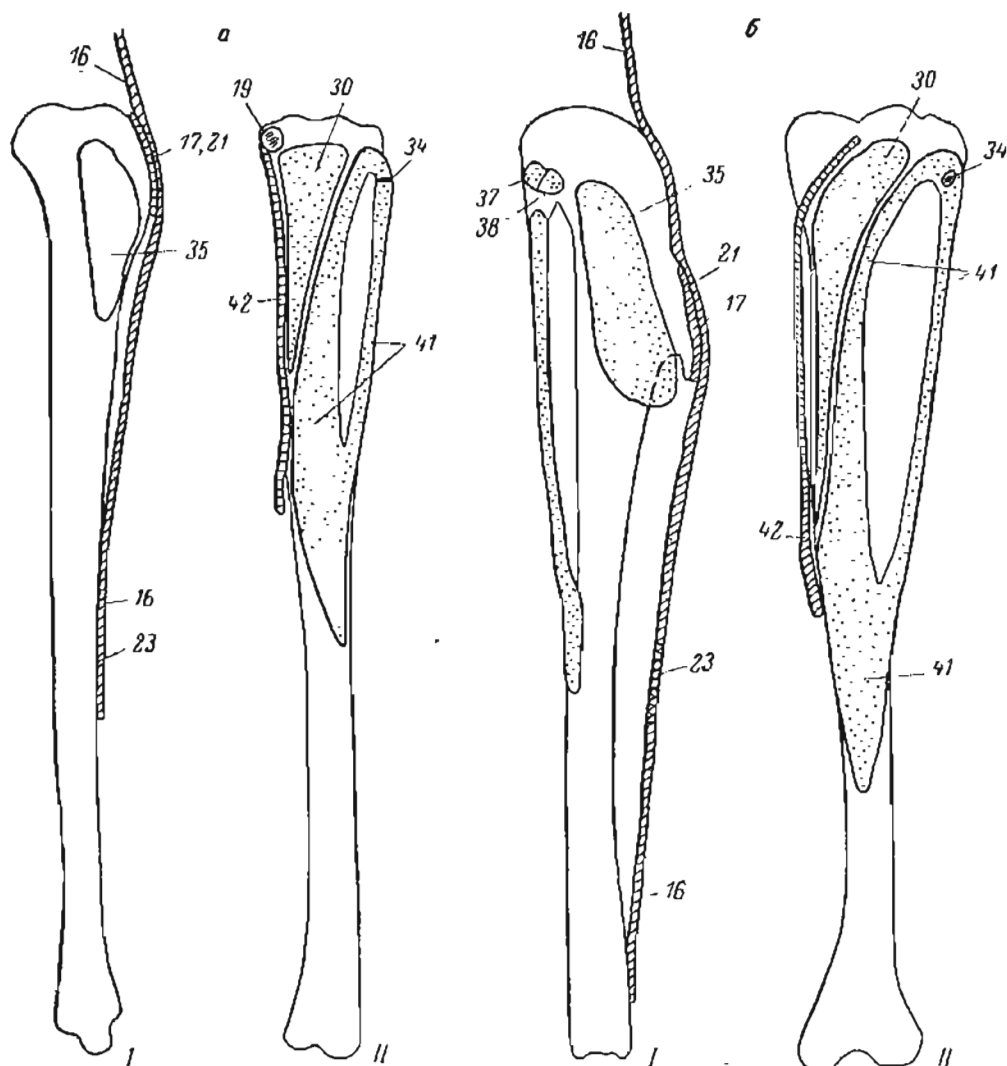


Рис. 16. Места крепления мышц на костях голени. Латеральная поверхность (I), плантарная поверхность (II).

а — заяц-беляк; б — монгольская пищуха. 23 — *m. tenuissimus*; 34 — *m. soleus*; 35 — *m. tibialis anterior*; 37 — *m. peroneus longus*; 38 — *m. peroneus brevis*; 41 — *m. fl. digitorum longus*; 42 — *m. tibialis posterior*.  
Остальные обозначения те же, что и на рис. 15.

малоберцовые мышцы, возможно, вследствие большей разносторонней деятельности их конечностей. Как справедливо отмечает Дондогин, сужение функции некоторых мышц стопы и пальцев у зайцев определяется в первую очередь их приспособлением к бегу.

Собственными разгибателями голеностопного сустава являются головки икроножной мышцы и камбаловидная.<sup>10</sup>

*longus*, на медиально-плантарной стороне большой берцовой кости. На модификацию и происхождение этого мускула указывает П. П. Гамбарян (1960).

<sup>10</sup> Дондогин икроножные мышцы и другие, действующие в том же направлении, относит к сгибателям голеностопного сустава. Мы придерживаемся, как принято А. Ф. Климовым (1955) и другими морфологами, иных подразделений мускулов по их действию на суставы стопы и пальцев.



При фиксированном положении пальцев на разгибание указанного сустава оказывает несомненное влияние подошвенная, общий разгибатель пальцев, задняя большеберцовая и в какой-то мере длинная и короткая малоберцовые мышцы. Однако, как уже указывалось, в большей мере, чем все названные мускулы, в разгибании сустава принимают участие стройная и полусухожильная мышцы.

В сгибании голеностопного сустава участвуют передняя большеберцовая, длинный разгибатель пальцев и длинный разгибатель большого пальца, два последних мускула при фиксированном положении пальцев.

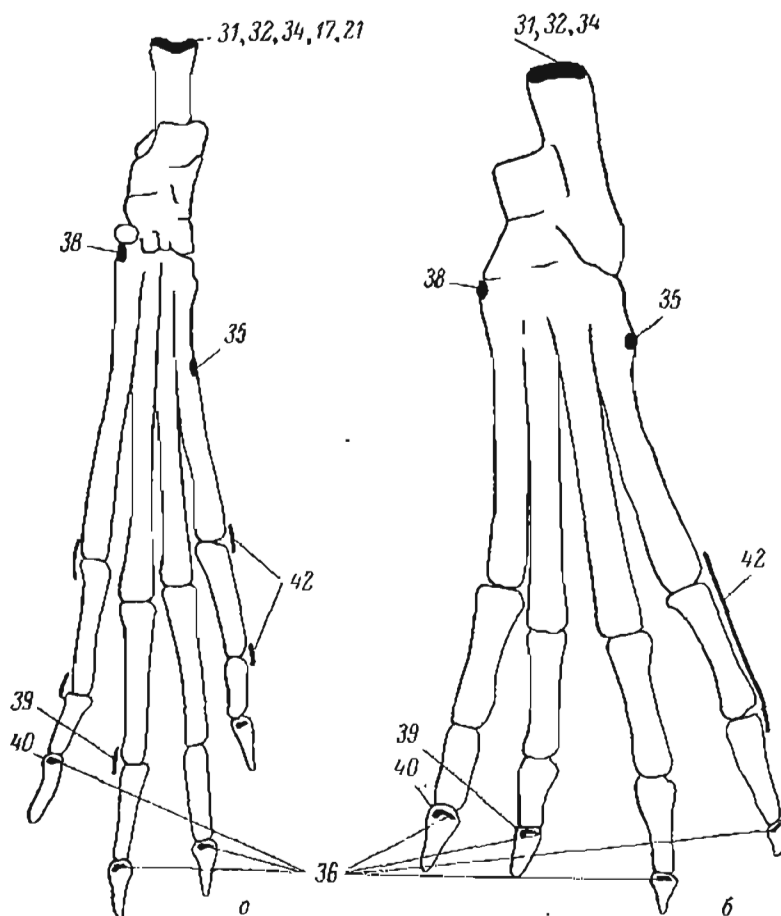


Рис. 17. Места крепления мускулов на костях стопы и пальцев.

*a* — заяц-беляк; *б* — монгольская пищуха. 35 — *m. peroneus digiti quarti*; 40 — *m. peroneus digiti quinti*. Остальные обозначения те же, что и на рис. 15 и 16.

Сгибательно-разгибательные движения пальцев обеспечивают уже перечисленные выше мускулы, дистальные сухожилия которых оканчиваются на когтевых или близлежащих фалангах.

Если мускулы, разгибающие тазобедренный и коленный суставы, как указывалось, преобладают у зайцев, то мускулы, производящие действия в голеностопном суставе и пальцах как их сгибатели и разгибатели оказываются лучше развитыми у пищух. Относительный вес мускулов — разгибателей голеностопного сустава у пищух — составляет от 9.5 до 11.0%, тогда как у зайцев — 6.9—10.2%. Эти различия в первую очередь обусловлены большой величиной икроножных и камбаловидной мышц при почти одинаковой величине подошвенной (табл. 50). Мускулы, сгибающие голеностопный сустав, усилены также у пищух.

Таблица 50

Вес мышц — разгибателей голеностопного сустава зайцеобразных  
(в % к весу всех мышц задней конечности)

Мышцы	Пищухи					Зайцы				
	даурская	степная	монголь- ская	больше- ушная	красная	толай	дикий кролик	маньч- журский	беляк	русак
Икроножные . .	7.8	7.3	6.8	5.0	6.9	4.4	5.3	6.5	5.0	4.6
Подоплечная . .	3.3	2.7	2.7	3.0	2.5	2.2	2.5	3.0	2.5	2.4
Камбаловидная . .	0.8	0.8	0.7	0.6	0.6	0.4	0.6	0.7	0.5	0.4

Один из признаков строения мускулов голени и стопы зайцев — относительно большая длина их сухожилий. Донцогин связывает это с общим усилением указанных мускулов. Между тем относительное удлинение сухожилий имеется не только у зайцев, но и у других млекопитающих (копытные, тушканчики и мн. др.), у которых относительно удлинены дистальные звенья конечностей независимо от степени развития мышц голени и стопы. Как видно из приведенных данных (табл. 51), мускулы стопы и пальцев, начинающиеся на проксимальных концах большой и малой берцовых костей и оканчивающиеся в основном на пальцах, в общем лучше развиты у пищух, чем у относительно длинноногих зайцев.

Обращает внимание, что наиболее массивным мускульным брюшком из всех исследованных пищух обладает даурская, а из всех зайцев — маньчжурский и кролик.

Таблица 51

Вес мышц — сгибателей голеностопного сустава зайцеобразных  
(в % к весу всех мышц задней конечности)

Мышцы	Пищухи					Зайцы				
	даурская	степная	монголь- ская	больше- ушная	красная	толай	дикий кролик	маньч- журский	беляк	русак
Передняя больше- берцовая . . . .	3.0	2.8	2.3	2.3	2.5	1.2	1.3	1.3	1.2	1.2
Все малоберцовые	1.3	1.2	1.2	1.3	1.2	0.8	1.2	1.3	1.0	0.8
Длинный разгиба- тель пальцев . .	1.0	0.8	0.9	0.9	1.1	1.2	1.3	1.5	1.4	1.3
Длинный сгиба- тель пальцев . .	2.7	2.3	2.9	2.5	2.6	1.6	2.0	2.1	1.9	1.9

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ныне живущие зайцеобразные представлены двумя семействами: *Lagomyidae* — пищухи и *Leporidae* — зайцы. При наличии целого ряда общих черт организации, свидетельствующих об общности происхождения, представители обоих семейств сильно различаются по своей биологии. Расхождение этих групп произошло давно. Известные с олигоцена и миоцена представители сем. *Palaeolagidae* являлись уже специализированными формами, имевшими тип зайцев — подсем. *Palaeolaginae*, олигоцен, и тип пищух — подсем. *Amphilaginae*, олигоцен — средний миоцен (Гуреев, 1964).

Современные пищухи обитают либо в высокогорных ландшафтах, либо на открытых равнинах и предгорьях. Первые преимущественно используют в качестве убежищ осыпи камней, вторые роют норы. Норный образ жизни пищух обусловил развитие у них ряда особенностей строения позвоночника и грудной клетки. Наиболее характерно удлинение грудного и укорочение поясничного отделов позвоночника в основном за счет изменения количества позвонков. У пищух удлинена также и грудная клетка, имеющая большее число ребер, особенно свободных. Ребра узкие, без выраженных бугорков, а остистые отростки грудных позвонков развиты слабо. Пищухам свойственно также удлинение крестцового и укорочение хвостового отделов позвоночника. Приспособление к передвижению в пустотах среди камней, к рытью нор, к перетаскиванию мелких предметов (камней, веток, охапок травы и т. д.) при сохранении способности к сравнительно быстрому бегу и прыжкам с камня на камень обуславливает большую подвижность конечностей, особенно передних.

В связи с обитанием в порах и узких убежищах у пищух укорочены конечности по сравнению с таковыми у зайцев. При этом разница между общей длиной передней и задней конечностей у них невелика. Характерно соотношение длины отдельных звеньев конечностей пищух. Самая длинная часть передней конечности — плечо, затем следуют предплечье и кисть. На задней конечности длина убывает в следующем порядке: голень — бедро — стопа. Соответствует небольшой разнице в длине конечностей и степень развития их мышечной массы. Так, у пищух общий вес мускулатуры передних и задних конечностей почти одинаков (1 : 1).

Приспособление к рытью и норный образ жизни предопределяют также значительную прочность скелета передней конечности с одной стороны, а с другой — ее достаточную гибкость и подвижность. Прочности костей способствует их укорочение и расширение. Увеличение поперечных размеров костей пищух сопровождается относительно мощным развитием компактного слоя, что делает кости конечностей пищух по сравнению с таковыми зайцев более толстостенными. Гибкость и подвижность скелета передней конечности обеспечиваются специфическим строением суставов, увеличивающим диапазон и число степеней свободы движений.

Суставная ямка лопатки имеет грушевидную форму, причем центральная ее часть почти округлая, что в сочетании с шарообразной головкой плечевой кости допускает движение конечности по большой дуге. В локтевом суставе ямка, образуемая костями предплечья для сочленения с блоком плечевой кости, неглубокая, а суставные поверхности имеют сглаженный рельеф. Прикрепление плечевого мускула одним концом на латеральной стороне плечевой кости, а другим — на дорсальной стороне костей предплечья, наличие особого мускула — круглого пронатора, отсутствующего у зайцев, вместе с описанным строением сустава позволяют производить не только сгибательно-разгибательные движения в сагиттальной плоскости, но и под некоторым углом винтообразно. У пищух увеличен диапазон пронаторно-супинаторных движений кисти. Это достигается наличием подвижного сочленения хорошо развитых костей предплечья, имеющих закругленную головку лучевой кости и сравнительно широкую суставную площадку локтевой кости. Перечисленные особенности дают возможность свободного манипулирования конечности как при рытье, так и при выполнении других движений. Вместе с тем движения в локтевом суставе выполняются с большей силой, чему способствует значительный выступ локтевого сустава.

Характерно также строение костей запястья пищух. Центральная кость запястья расположена у них на одном уровне с дистальным рядом костей. В результате образуются два параллельных ряда костей со сравнительно плоскими поверхностями соприкосновения, позволяющими увели-

чить подвижность в суставе. Как приспособление к роющему образу жизни можно рассматривать и относительное увеличение у пищух ширины кисти, а также усиление всех мышц дистальной части конечности.

Строение тазового пояса и свободной задней конечности также отражает характер разнообразных движений пищух. Тазовые кости пищух соединены более подвижно, чем у зайцев. У них отсутствует симфиз, площадь соприкосновения лобковых костей, соединенных мощной связкой, невелика. Подобное строение таза выгодно при передвижении в узких норах и пустотах осыпей, но в значительной мере препятствует достижению большой скорости бега, требуя дополнительных усилий для укрепления системы таз—позвоночник. Кроме того, в строении таза, позвоночника и задних конечностей имеются некоторые особенности, которые облегчают фиксацию положения тела у животного при рытье передними конечностями. У пищух удлинена предвертлужная часть таза. Крыло подвздошной кости не только относительно длиннее, чем у зайцев, но имеет хорошо развитый гребень, переходящий в крючковидный бугор.

Площадь прикрепления ягодичных мышц относительно велика, занимает почти  $2/3$  поверхности крыла подвздошной кости, этому соответствует и большой их вес. Эти мышцы в большей мере, чем другие, участвуют в фиксации устойчивого положения тела, укрепляя тазобедренный сустав вместе с мышцами-антагонистами, которые также хорошо развиты у пищух и прикрепляются на крыле подвздошной кости (портняжная, напрягатель фасции бедра, прямая мышца бедра). Для фиксации положения тела существенно также интенсивное развитие икроножных мышц у пищух. При опоре на стопу удлиненный пяточный бугор, являющийся в этом случае плечом силы рычага второго рода, увеличивает силу этих мускулов. Усиление группы икроножных мышц, особенно камбаловидной, вместе с удлинением пяточного бугра и увеличением площади поверхности стопы важно для отбрасывания грунта задними конечностями при рытье.

Аналогичные приспособительные черты имеются также в строении длинных костей задних конечностей пищух. Ярче, чем у других, они выражены на большой берцовой кости. Для нее характерны сильный изгиб диафиза выпуклостью вперед, мощное развитие гребня с крючковидным выростом на дистальном конце, сравнительно небольшая протяженность зоны соединения с малой берцовой костью.

Представители сем. зайцев связаны с открытыми пространствами (степи, пустыни, горные ландшафты), а также лесами и кустарниковыми зарослями. Главное направление их специализации — приспособление к быстрому бегу, который является для них, не строящих убежищ, основным способом спасения от врагов. Способность к быстрому бегу выражена в пределах семейства в различной степени. Из исследованных нами видов русак и толай обитают в открытых пространствах, беляк и маньчжурский заяц — в лесных и лесостепных ландшафтах, дикий кролик — в кустарниковых зарослях пересеченной местности.

Приспособление к быстрому бегу в сильной степени сказалось на строении позвоночника, грудной клетки и локомоторного аппарата зайцев. У зайцев сильно укорочен грудной и удлинен поясничный отдел позвоночника. Вместе с тем укорочена и грудная клетка, имеющая более сжатую с боков форму, чем у пищух, и широкие с хорошо развитыми бугорками ребра, уплощенные и распирающиеся вентрально. Грудина состоит из стернитов цилиндрической формы, первый из которых сжат латеромедиально и имеет вид гребня. Описанное строение грудной клетки указывает на значительную ее прочность, имеющую значение для защиты внутренних органов. Кроме того, существенно увеличение площади крепления

целого ряда хорошо развитых у зайцев мышечных групп, располагающихся здесь.

Сравнительно с пищухами у зайцев укорочен и расширен крестец и увеличено количество хвостовых позвонков. Очень типично для зайцев мощное развитие остистых поперечных и других отростков грудных, поясничных позвонков и крестца, а также наличие специфичных вентральных отростков поясничного отдела, отсутствующих у пищух. Значительное развитие у зайцев отростков позвонков связано с креплением сильной мускулатуры спины.

Как и у многих быстробегающих животных, у зайцев специализация к бегу выражается прежде всего в относительном удлинении конечностей, причем длина задних значительно превышает длину передних. Соответственно этому и мышечная масса задних конечностей почти в два раза больше таковой передних (1.0 : 1.8—1.0 : 2.3). Разница в длине конечностей и общей массе их мышц связана с особенностями галопа этих животных, во время которого толкание тела вперед осуществляется в основном задними конечностями. У зайцев наблюдаются иные, чем у пищух, соотношения в пропорциях конечностей. В передней конечности самым длинным является не плечо, а предплечье, короче всего кисть. В задней конечности удлинены средний и дистальный отделы: наибольшую длину имеет голень, незначительно короче ее стопа, заметно укорочено бедро.

Как и у копытных, у зайцев преобладающие движения передней конечности совершаются в сагиттальной плоскости. Ограничение боковых движений у них сочетается с редукцией ключицы, и единственным фиксатором плечевого пояса на грудной клетке в этом случае оказываются мышцы. В соответствии с этим у зайцев усиливаются мышцы, не только перемещающие в парасагиттальной плоскости лопатку и плечо (грудные, широчайшая мышца спины), но также укрепляющие плечевой пояс (зубчатый мускул и др.). В связи с редукцией ключиц прикреплявшиеся ранее на них шейная часть трапецевидной, атланта-лопаточной и ключично-сосцевидной мышц окантовываются на фасции грудной мышцы и образуют единый комплекс, перемещающий проксимальный конец плеча в плоскости, параллельной продольной оси тела.

В отличие от пищух суставы передней конечности зайцев для достижения высокой скорости бега обеспечивают движения преимущественно в сагиттальной плоскости. Характерно также достаточно сильное укрепление отдельных звеньев конечности между собой при сохранении большой их подвижности. Ограничение отведения и приведения конечности в плечевом суставе в первую очередь происходит вследствие того, что суставная ямка лопатки вытянута в поперечном направлении, а головка плеча имеет эллипсоидную форму. Локтевой сустав зайцев фактически одноосный благодаря тому, что ямка для сочленения костей предплечья с блоком плечевой кости глубокая; глубокая борозда и выступающий гребень на сочленовной поверхности лучевой кости вместе с острым гребнем и глубоко вырезанной бороздой на блоке плечевой кости образуют подобие замка. Профиль плоскости соединения проксимальных концов костей предплечья резко изогнут, края головки лучевой кости по линии сочленения с локтевой угловаты, что делает движения в луче-локтевом суставе почти невозможными. Некоторая ограниченность боковых движений наблюдается и в луче-запястном суставе в результате того, что у зайцев удлинен шиловидный отросток локтевой кости. Ограничение движения усиливается также тем, что центральная кость запястья расположена выше дистального ряда костей, и таким образом линия соприкосновения рядов этих костей извилиста.

Как и для многих быстробегающих млекопитающих, для зайцев характерны узкие и сравнительно тонкостенные длинные кости конечностей.

Костный рельеф слабо выражен, а имеющиеся гребни и бугристости, служащие местами крепления мускулов, располагаются вблизи центров суставов. Такое расположение мест крепления мышц дает им выигрыш в скорости сокращения. Локтевая кость истончена в средней части, сильно сжата с боков и плотно прилегает к локтевой. Олекранон укорочен по сравнению с таковым у пищух и имеет довольно глубокий желоб на проксимальном конце, где фиксируется сухожилие мускулов. Дистальный конец локтевой кости составляет лишь треть суставной поверхности луче-запястного сустава. Для повышения скорости движения выгодно сконцентрировать силы, действующие на конечность по ее центральной оси, проходящей через плечевую кость, лучевую кость и третий палец кисти. В свою очередь это требует укрепления костей, на которые падает основная нагрузка. По-видимому, с данным обстоятельством и связаны некоторая редукция локтевой кости и усиление лучевой у зайцев.

Еще более глубокие приспособления к быстрому бегу выявляются у зайцев в строении задней конечности. Поскольку продвижение тела вперед при беге у зайцев обеспечивается мощным толчком задних конечностей с одновременным распрямлением туловища, таз вместе с подвижным позвоночником должен служить надежной опорой сильно развитым мышцам спины, тазового пояса и проксимального отдела конечности. Кроме того, сильно развитые туловищные мышцы укрепляют позвоночник. Общий относительный вес мускулов, разгибателей спины у зайцев, в три-четыре раза больше, чем у пищух.

Таз зайцев массивен, имеет хорошо развитый симфиз, отличается от таза пищух пропорциями пред- и завертлужной частей, а также формой крыла подвздошной кости. Последнее расширено, подвздошный гребень слабо выражен, сглажен и делит наружную поверхность крыла на две равные части; краниальный край крыла закруглен и не образует, как у пищух, крючковидного выступа. Этому соответствует сравнительно слабое развитие мышц ягодичной группы, крепящихся здесь. В силу того что предвертлужная часть таза у зайцев относительно укорочена и почти равна завертлужной, движения в тазобедренном суставе могут совершаться с выигрышем в скорости. Это относится прежде всего к хорошо развитой у зайцев заднебедренной группе мышц, разгибающих тазобедренный сустав при нижней опоре конечностей и проталкивании тела вперед.

Для увеличения скорости бега большое значение имеет одновременное разгибание и сгибание суставов конечности, что достигается особым расположением у зайцев мест крепления мышц, а также слиянием некоторых из них в комплексы. Так, например, передняя двуглавая мышца у зайцев в отличие от пищух прикрепляется не на латеральной стороне проксимального конца большеберцовой кости, а на коленной чашечке, при сокращении она одновременно разгибает тазобедренный и коленный суставы. Стройная и полусухожильные мышцы не только разгибают тазобедренный сустав, но благодаря окончанию мышц на пяточной кости разгибают голеностопный.

В мускулатуре конечностей зайцев наблюдаются комплексы двух типов: 1) сливаются мускулы, действующие в одном направлении и усиливающие друг друга (стройная и полусухожильная мышцы, полуперепончатые); 2) сливаются в связи с частичным изменением функции мускулы, отводящие или приводящие бедро у неспециализированных бегунов, с мышцами-экстензорами и таким образом усиливают их действие (например, аддуктор бедра с полуперепончатыми мускулами). Еще в большей степени, чем для передней, кости задней конечности зайцев характеризуются относительной удлиненностью, небольшими поперечными размерами. Испытывая сильное напряжение при толчках о почву при беге, а также интенсивное мышечное напряжение, трубчатые кости

конечностей должны быть прочными, чтобы противостоять изгибающим моментам, сохраняя в то же время небольшой вес. Это достигается как их тонкостенностью, так и особенностями микроскопического строения компактного слоя. Приспособительные особенности тонкого строения особенно ярко выражены на бедренной кости. Компактный слой отличается большой насыщенностью остеонами, значительным развитием сосудистых каналов и наличием сильно развитых пучков шарпеевских волокон, что указывает на особенно прочное и глубокое внедрение в стенку кости сухожильных волокон мускулов. Головка бедра у зайцев имеет грушевидную форму, что и создает некоторое ограничение боковых движений в тазобедренном суставе. Места крепления наиболее эффективно действующих мышц задних конечностей у зайцев расположены ближе к центру сустава, что создает преимущество в скорости их сокращения. Исключение составляет крепление ягодичных мышц на большом вертеле бедра. По сравнению с таковым у пищух последний у зайцев увеличен, выступает над верхним краем головки бедра и отклонен латерально. Такое положение большого вертела способствует выигрышу в силе для крепящихся здесь и несколько ослабленных у зайцев ягодичных мускулов.

Так же как и кости предплечья, кости голени зайцев более укреплены, чем у пищух, о чем свидетельствует большая протяженность их срастания. Как уже упоминалось, кости голени у зайцеобразных сочленяются не только с блоком пяточной, но и с блоком таранной костей. В отличие от пищух пяточный бугор зайцев на дистальном конце имеет глубокий желоб для ахиллова сухожилия. Подобное строение сустава укрепляет его и устраняет боковые качания при беге. Если у пищух в голеностопном суставе возможны некоторые боковые движения, то у зайцев они ограничены. Поверхность сочленения дистального эпифиза голени с суставной площадкой таранной и особенно пяточной костей значительно обширнее и имеет резко изогнутый профиль. Боковые стенки блока таранной кости параллельны, мало отличаются по длине от наружного края.

Повышению скорости сокращения мышц, разгибающих голеностопный сустав, способствует и короткий пяточный бугор. Одноосность коленного и голеностопного суставов у зайцев связана со слабой дифференцировкой икроножных мышц. Их мышечная масса относительно невелика. В свою очередь стройная и полусухожильная мышцы действуют при разгибании тазобедренного сустава как разгибатели и голеностопного и таким образом дополняют действие икроножных мускулов. Малоберцовые мышцы у зайцев также слабо дифференцированы, по-видимому, вследствие однообразия движений в голеностопном суставе. В связи с удлинением средних и дистальных звеньев конечности мышцы голени имеют длинные сухожилия, что характерно и для других быстробегающих животных.

Рассмотренные различия представителей двух семейств — пищух и зайцев — отражают действительные функциональные приспособления к особенностям образа жизни, возникшие в процессе эволюции этих групп, а не являются следствием разницы в величине тела животных. Это убедительно показывают уравнения аллометрического роста, рассчитанные для наиболее показательных признаков.

Несмотря на известное однообразие образа жизни и организации пищух, в процессе исследования выявлены некоторые особенности строения органов движения у разных видов, связанные с характером их локомоторной деятельности. Среди изученных нами пищух наиболее интенсивная роющая деятельность наблюдается у даурской. Характерный ее биотоп — высокие степи, а также лощины и пониженные речные долины (Огнев, 1940; Гуреев, 1964). Здесь пищухи образуют колонии с многочисленными норами. По описанию Н. В. Некишелова (1935, цит. по: Огнев,



1940), норы состоят из большого количества неглубоких коридоров с многочисленными выходами (до 15—20 со средним диаметром около 5 см). По данным этого автора, площадь, занимаемая норами одной особи, составляет 25—35 м<sup>2</sup>. Помимо интенсивной роющей деятельности, для даурской пищухи характерно также запасание сена на зиму, которое она складывает в стожки. По сообщению А. Н. Формозова (1929, цит. по: Огнев, 1940), стожки достигают высоты 35—40 см и диаметра 50 см. Даурская пищуха способна к быстрым и ловким движениям, скрываясь в норах при малейшей опасности. Дондогин (1950) указывает, что она отличается большой подвижностью, удаляясь от нор иногда на расстояние до 50 м.

У даурской пищухи в строении органов движения приспособление к рытью, а также к быстрому бегу выражено ярче, чем у других пищух. У нее удлинены конечности, особенно их дистальные звенья. Такой характерный для всех пищух по сравнению с зайцами признак, как преобладание подостной области лопатки по сравнению с надостной, у этого вида выражен особенно отчетливо. Характерна и форма отдельных костей ее конечности. Относительно интенсивнее, чем у других пищух, развиты кости передней конечности в поперечном направлении, особенно проксимальный конец плечевой кости, головка плеча, проксимальный конец предплечья и его суставные поверхности. Большим развитием в ширину и длину выделяется локтевой отросток. Сильно расширен у даурской пищухи и дистальный эпифиз бедренной кости, характеризующийся также наибольшей высотой мыщелков. Большой длиной отличается и гребень большой берцовой кости. По сравнению с другими видами, даурская пищуха обладает очень широкой стопой.

Среди мускулов передней конечности более, чем у других пищух, у даурской развиты мышцы плечевого пояса и кисти. Вместе с тем у нее также сильно развиты грудные мускулы и широчайшая мышца спины, что отчасти может указывать на более интенсивное участие этих мускулов не только при рытье животного, но и при беге. Из мускулов задней конечности следует указать на относительно большую массивность мышц, разгибающих голеностопный сустав, а также всех сгибателей и разгибателей пальцев.

Близкая по величине тела к даурской степная, или малая, пищуха также является степным видом. Она роет неглубокие с многочисленными выходами норы, располагающиеся под прикрытием кустарников, зарослей высокой травы и сорняков в оврагах, на берегах водоемов. Подобно полевкам, степная пищуха протаптывает скрытые в зарослях бурьяна тропинки между норами. В строении ее скелета и мускулов менее ярко, чем у остальных видов пищух, выражены приспособительные особенности. Следует также отметить, что по весу тела это наиболее мелкий вид среди всех исследованных пищух.

Монгольская и большеухая пищухи, обитая в осыпных участках в останцах среди степи или в высокогорьях, имеют много общих черт строения, присущих представителям всего семейства. Можно также отметить и ряд признаков, свойственных каждому из этих видов. Так, например, большеухая пищуха отличается длинными задними конечностями и сравнительно мощными их мышцами, наибольшим среди исследованных пищух относительным весом мышц спины, несколько укороченным локтевым отростком и мощно развитыми мышцами локтевого сустава (особенно его разгибателями). Для монгольской пищухи характерны более массивная бедренная кость, большая длина гребня большеберцовой кости, относительно удлиненная подвздошная кость, расширенные кисть и стопа, а также максимальное для всех пищух развитие пяточного бугра. Более, чем у других пищух, развиты у них мышцы тазобедренного сустава, особенно сгибатели.



Красная пищуха — самая крупная среди рассмотренных видов, отличается также и условиями существования. Она обитает высоко в горах, где обычно поселяется среди нагромождения крупных камней. При передвижении красная пищуха совершает значительной длины прыжки с камня на камень, иногда передвигается по наклонной плоскости. Обитание в подобных условиях не связано с большой роющей деятельностью. Заготовленное сено красная пищуха, как правило, не собирает в стожки и не перекладывает, как даурская и монгольская пищухи, мелкими камнями, а сохраняет в расщелинах камней.

Соответственно крупным размерам посткраниальный скелет этой пищухи отличается наибольшей массивностью, а вес мускулатуры конечностей и разгибателей спины достигает наибольшей для пищух величины. Однако мышцы плечевого пояса у нее относительно слабо развиты. Особенно ослаблены из них мышцы шеи. В некоторых случаях трапециевидная, ромбовидная и атланта-лопаточная в среднем уменьшены почти в два раза по сравнению с теми же мышцами других видов пищух. Несколько лучше развиты у этого вида мускулы кисти и пальцев, как сгибателей, так и разгибателей, что, возможно, объясняется необходимостью удерживать тело в равновесии при передвижении по камням.

Зайцы более, чем пищухи, отличаются друг от друга как по условиям существования, так и по строению локомоторного аппарата. Из зайцев нашей фауны русак по преимуществу житель открытых пространств — степей. Он избегает цельных лесных массивов и встречается иногда по лесным опушкам, в мелколесье и кустарниковых зарослях, прилегающих к полям, лугам, речным долинам и огородам.

Русак способен совершать далекие передвижения с большой скоростью (до 60, в среднем около 40 км/час, по собственным наблюдениям). Длина прыжка русака в природных условиях при беге со средней скоростью составляет в среднем около 1.5 м. Насколько можно судить по характеру следов, отличительной чертой бега русака является сравнительно активное участие передней конечности в отталкивании тела от субстрата. Надо полагать, что в соответствии с этим все мускулы передней конечности развиты у русака относительно лучше, чем у других зайцев. На передней конечности выделяются массивностью мускулы плечевого пояса, из них особенно — грудные и широчайшая мышца спины. Среди мышц задней конечности хорошо развиты разгибатели и сгибатели тазобедренного сустава. Особенно массивна двуглавая мышца бедра.

Толай, так же как и русак, обитает в открытых пространствах в весьма разнообразных условиях — в глинистых и песчаных пустынях, в предгорьях и горах. Бег толая отличается быстротой и легкостью. В строении органов опоры и движения он имеет много общего с русаком (относительная длина плеча, предплечья, некоторая укороченность кисти, длина таза, хорошее развитие грудных мышц и широчайшей мышцы спины и др.). В то же время толай по сравнению с русаком и другими зайцами нашей фауны выделяется длинными конечностями, особенно задними, большей разницей в их длине, а также выраженным преобладанием веса мышц задних конечностей сравнительно с передними. На задней конечности особенно удлинены кости предплюсны. Из мышц задней конечности отличается толай наличием мощно развитых разгибателей тазобедренного сустава и спины.

Беляк в отличие от предыдущих видов связан с лесами различных типов. Особенно часто он встречается в густом мелколесье, в буреломах, в пересеченной лесной местности с канавами и оврагами; с переходом в лесотундру он концентрируется в долинах рек, зарастающих древесной и кустарниковой растительностью. Наличие препятствий, а также глубокого снежного покрова зимой во многом определяет характер бега этого

зайца. Продвижение тела вперед осуществляется у беляка за счет более интенсивного толчка задними конечностями со значительным подъемом тела и падением на передние, амортизационная роль которых возрастает. Удлинение средних и дистальных сегментов конечностей, особенно задних, позволяет ему увеличить длину прыжка.

Длинные трубчатые кости конечностей беляка сравнительно тонки, долихоморфны и вместе с тем очень тонкостенны. Эти особенности, свидетельствующие об облегченной структуре, прослеживаются на всех трубчатых костях. На различную роль передних и задних конечностей при передвижении беляка указывает и различие в величине поперечного сечения костей. Площадь сечения компактного вещества костей задних конечностей значительно превышает таковую передних, что соответствует большему сопротивлению их изгибу при отталкивании задними конечностями. Повышению прочности голени способствует удлинение зоны срастания большой и малой берцовых костей, а также увеличение глубины суставной ямки проксимального конца костей предплечья.

Беляк занимает первое место среди зайцев по относительной величине мускулов конечностей и спины. Относительный вес поясничной части мускулов спины почти на  $1/3$  больше, чем у других зайцев. В отличие от русака у беляка преобладающее развитие имеют не мышцы плечевого пояса, участвующие в передвижении туловища вперед, а мускулы свободной конечности, в первую очередь разгибатели плечевого сустава, особенно надостная мышца. По-видимому соответственно и отношение ширины надостной и подостной ямок лопатки у этого вида больше, чем у других зайцев. Также хорошо развиты у него разгибатели и сгибатели локтевого сустава. Что касается мускулов задней конечности, то наиболее мощные среди них — разгибатели коленного и голеностопного суставов (четырёхглавая мышца бедра и трёхглавая голени).

Большое значение для передвижения по мягкой лесной подстилке и, особенно, по рыхлому снегу имеет относительное увеличение веса мышц, принимающих участие не только в разгибательно-сгибательных движениях пальцев, но и в их отведении, имеющем место в тех случаях, когда увеличивается площадь опоры стопы за счет разведенных в стороны пальцев. Дополнительный выигрыш в скорости движения создают относительно укороченные у беляка локтевой отросток, гребень большой берцовой кости и пяточный бугор.

Среди зайцев особое положение занимает маньчжурский, или кустарниковый, относящийся к р. *Caprolagus*. Обитает он по склонам гор, оврагов, в поймах рек, заросших кустарником и молодыми деревьями. Старых лесов и открытых пространств маньчжурский заяц избегает.

Маньчжурский заяц обладает рядом своеобразных черт строения скелета и мускулатуры. По сравнению с зайцами р. *Lepus* он отличается коротконогостью. Наибольшие различия наблюдаются в строении костей его предплечья. Относительная длина этого отдела передней конечности и плеча одинакова. Кроме того, кости предплечья сильно утолщены, значительно развит локтевой отросток. По сообщению Г. Д. Дулькейта (1956), маньчжурскому зайцу свойственно в незначительной степени рытье при добывании пищи. В качестве убежищ он использует норы, но неизвестно, роет ли он их сам (Гуреев, 1964). Судя по строению передних конечностей и, в особенности, костей предплечья, а также по массивности мускулов конечностей, можно допустить, что такая возможность существует. В строении костей задней конечности можно отметить наличие небольшой зоны срастания между костями голени. Эти признаки, как и отмеченные для передней конечности, указывают на то, что маньчжурский заяц, по-видимому, менее способен к скоростному бегу, чем толай, русак и беляк. В то же время у маньчжурского зайца имеются черты, сближа-

ющие его с беляком. Как и у последнего, у него ослаблены мышцы переднего пояса и таза, усилены мышцы свободных конечностей.

Дикий кролик, относящийся к р. *Oryctolagus*, значительно отличается по образу жизни, а также по особенностям строения органов опоры от зайцев р. *Lepus*. Этот колониальный зверек предпочитает селиться в кустарниковых зарослях по обрывам и оврагам, где роет норы. Для устройства норы, которая имеет одну камеру и несколько выходов, обычно выбираются возвышенные участки. Рытье и норный образ жизни в сильной степени сказались на строении локомоторного аппарата кролика, придав ему во многих случаях черты конвергентного сходства с пищухами. Как и у пищух, у кроликов укорочены конечности, причем укорочение коснулось всех их звеньев. Величины относительной длины плеча и кисти у кролика сходны с таковыми у пищух, а предплечье лишь незначительно превышает по относительной длине соответственный отдел передней конечности пищух. Отдельные звенья задней конечности у дикого кролика относительно длиннее таковых у пищух, но значительно короче, чем у зайцев.

Характерны для кролика соотношения длин звеньев конечностей. Для передней конечности они такие же, как у пищух: максимальной длины достигает плечо, затем следуют предплечье и стопа. В то же время пропорции задней конечности такие же, как и у других представителей сем. *Lagomyidae*. Отдельные трубчатые кости конечности у этого животного значительно массивнее, более толстостенны, чем у зайцев. Особенно это сказалось на расширении проксимального эпифиза и участка плечевой кости на уровне дельтовидной бугристости. Соотношения передне-заднего и поперечного диаметров дистального эпифиза, как и головки плечевой кости, также близки к наблюдаемым у пищух. В отличие от зайцев у дикого кролика хорошо развиты обе кости предплечья, причем дистальный конец их, как и у пищух, расширен. Увеличены также суставная площадка локтевой кости для головки лучевой и поперечные размеры последней, локтевой отросток имеет наибольшие среди зайцев размеры, кисть расширена.

Кости задней и передней конечностей сильно развитые, в поперечном направлении отличаются мощным компактным слоем. Бедренная кость расширена на дистальном конце и имеет наибольшую среди зайцев высоту мыщелков и наименьшее поперечное расширение проксимального эпифиза, как наблюдается у пищух. Эти черты сходства с норными пищухами дополняются наличием массивной голени с увеличенными поперечно эпифизами и сильно развитым гребнем; обращает на себя внимание уменьшение зоны соприкосновения обеих костей голени. На дистальном конце большой берцовой кости сравнительно уменьшены суставные поверхности для сочленения со стопой, которая в свою очередь расширена. Как и у пищух, у кролика удлинен пяточный бугор.

В то же время тазовые кости у дикого кролика по относительным размерам и по форме мало чем отличаются от таковых у зайцев. Следует отметить, что у этого животного протяженность симфиза лобковых костей наибольшая среди зайцев. Соответственно описанному строению тазовых костей у кролика слабо развиты ягодичные мышцы и прямая бедра.

В строении не только скелета, но и мускулатуры имеется немало черт, свойственных кролику как животному, роющему норы и обитающему в них. Прежде всего это относится к мощно развитой мускулатуре переднего пояса, причем наиболее развитыми, как и у пищух, у него оказываются мышцы шеи. Ослаблены у дикого кролика сгибатели и разгибатели локтевого сустава, хорошо развитые у зайцев. Сильнее, чем у зайцев, развиты у дикого кролика мышцы кисти и пальцев, так же как и разгибатели голеностопного сустава, что имеет непосредственное значение для его роющей деятельности. Сгибатели в отличие от разгибателей тазобе-

ренного сустава у кролика также развиты лучше, чем у других зайцев, и обеспечивают фиксацию тела при упоре задними конечностями во время прыжка передними.

Некоторые черты строения опорно-двигательного аппарата дикого кролика указывают на его способность к высоким и сильным прыжкам в связи с обитанием в пересеченной местности: у него ярче, чем у других зайцев, выражено различие в общей длине передних и задних конечностей (резкое преобладание длины задних), интенсивно развиты мышцы спины, мощно развиты шарпеевские волокна в бедренной кости, соответствующие месту крепления мышц.

Все изложенное показывает, что приспособительные особенности в строении органов движения, связанные с условиями существования зайцеобразных, глубоко специфичны и сложились на протяжении исторического развития животных данной группы. Адаптивный характер признаков проявился в форме и размерной характеристике всех рассмотренных структур опорно-двигательного аппарата.

Надо полагать, что изменения в строении органов движения не менее показательны, чем изменения других систем органов (зубов, черепа), которые являлись постоянно основным, а часто и почти единственным предметом исследования морфологии зайцеобразных.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Гамбарян П. П. 1960. Приспособительные особенности органов движения млекопитающих. Изд. АН АрмССР, Ереван : 1—192.
- Гуреев А. А. 1936. Краниологические признаки зайца беляка и русака. Тр. ЗИН АН СССР, 3 : 353—366.
- Гуреев А. А. 1964. Зайцеобразные (*Lagomorpha*). Фауна СССР, нов. сер., 87, III, 10 : 1—275.
- Дондогин Цыбегмит. 1950. Сравнительный эколого-морфологический анализ организации пищевых Монголии. Автореф. канд. дисс. М.
- Дулькейт Г. Д. 1956. Маньчжурский заяц в Уссурийском крае. Зоол. журн., 35, 6 : 916—920.
- Клебанова Е. А. и Г. А. Клевезаль. 1966. Слоистость периостальной зоны трубчатых костей конечностей как критерий для определения возраста млекопитающих. Зоол. журн., 45, 3 : 406—412.
- Климов А. Ф. 1955. Сравнительная анатомия домашних животных. Сельхозгиз, М. : 1—576.
- Лебекина Н. С. 1957. Морфо-функциональный анализ челюстного аппарата зайцев. Зоол. журн., 36, 10 : 1539—1556.
- Огнев С. И. 1940. *Duplicidentata*. Двупарнозубовые. В кн.: Звери СССР и прилежащих стран, Изд. АН СССР, М. : 12—281.
- Соколов А. С. 1964. Строение мышц задней конечности у представителей семейства беличьих (*Sciuridae*). Тр. ЗИН АН СССР, 33 : 283—318.
- Филиппенко Ю. А. 1916. Изменчивость и наследственность черепа у млекопитающих. Русск. арх. анат., гистол. и эмбриол., I, 2—3 : 311—317.
- Bertalanffy L. 1957. Wachstum. In Helmcke-Lengerken-Starck Handb. Zool., 8, 4 : 63—68.
- Camp C. L. a. A. E. Borell. 1937. Skeletal and muscular differences in the hind limbs of *Lepus*, *Sylvilagus* and *Ochotona*. J. Mammal., 18, 3 : 15—326.
- Dice L. R. 1933. Same characters of the Skull and Skeleton of Fossil Hare, *Palaeolagus haydeni*. Pap. Michigan Acad. Sci., Arts a. Letters, 18 : 301—306.
- Dice L. R. a. D. S. Dice. 1935. The Lower cheek teeth of the Fossil Hare *Palaeolagus haydeni*. Pap. Michigan Acad. Sci., Arts a. Letters, 20 : 455—463.
- Diel W. 1932. Umgestaltung des Unterkiefers des Kaninchen als Folge der Nichtbeteiligung unteren Nagezahnes an der Gebisstätigkeit. Arch. Entw. Mech. Org. Berlin, 127 : 430—445.
- Ellerman J. R. a. F. G. S. Morrison-Scott. 1951. Checklist of Palearctic and Indian. J. Mammal. : 419—456.
- Forsyth-Major C. I. 1899—1900. On Fossil and Recent *Lagomorpha*. Trans. Linnean Soc. London, sec. ser., 7 : 433—520.
- Grasse P. P. 1955. Traite de Zoologie, 17, 11. Paris : 1288—1320.
- Gray J. E. 1867. Notes on the Skulls of the Hares (*Leporidae*) and Pikas (*Lagomyidae*) in the British Museum. Ann. and Mag. Nat. Hist., 3 ser., 20 : 219—225.

- H o v e l l B. A. 1924. Revision of the American Picas (genus Ochotona). North. Amer. Fauna, 47 : 1—50.
- H u x l e y J. 1932. Problems of relative growth, 1. London : 276.
- L y o n M. W. 1903—1904. Classification of the Hares and their allies. Smithsonian Misc. Coll., 45 : 321—447.
- R ö h r s M. 1959. Neue Ergebnisse und Probleme Allometrie-forschung. Z. wiss. Zool., 162 : 1—95.
- W Sch u m a c h e r G. H. a. H. R e h m e r. 1962. Über einige Unterschiede am Kauapparat bei Lagomorphen und Rodentia. Anat. Anz., 3, 2 : 103—122.
- S i m p s o n G. G. 1945. The principles of classification and a classification of mammals. Amer. Mus. Nat. Hist., 85 : 1—350.
- S n e l l O. 1891. Die Abhängigkeit der Hirngewicht von der Körpergewicht geistige Fähigkeiten. Arch. Psychiatr., 23 : 436—447.
- S t o h l G. 1958. Über die Stellung der Lagomorpha im System der Säugetiere. Zool. Anz., 161, 11—12 : 309—316.
- V i r c h o w H. 1928. Anatomie und Mechanik des Hasenfusses. Z. Säugetierkunde, 3 : 98—171.
-

Р. С. Полякова

## МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ СКЕЛЕТА КОНЕЧНОСТЕЙ БЕЛИЧЬИХ

Морфология скелетной системы беличьих, имеющих широкое распространение и большое хозяйственное значение, изучена сравнительно хорошо в основном в области краниологии. Между тем данная группа, будучи приспособлена к различному образу жизни, должна обладать существенными различиями и в строении органов движения, в частности скелета конечностей. В этом аспекте Бриантом (Bryant, 1945) были исследованы американские беличьи, лишь в известной степени аналогичные нашим видам. Данные этого автора были использованы нами для получения более полной картины строения скелета конечностей у всего семейства в целом.

В связи с этим мы поставили своей задачей дать размерную характеристику костей конечностей видов сем. *Sciuridae*, обитающих на территории СССР, которая позволила бы сопоставить представителей этой группы с точки зрения строения их органов движения. Полученные данные должны представлять интерес при выяснении адаптивных признаков в строении скелета конечностей к определенным условиям жизни животных.

Поскольку в доступной нам литературе имеются лишь неполные сведения в указанном направлении об отдельных представителях семейства, в частности о белке, некоторых сусликах (Самсонов, 1953; Зацепина, 1955; Dobrogika, 1960, и др.), и не рассмотрена группа в целом, мы не будем здесь останавливаться на имеющихся сведениях.

Были изучены форма, продольные и поперечные размеры костей поясов и свободных конечностей 13 видов сем. *Sciuridae*:

	Количество экземпляров	Место поймки
Семейство <i>Sciuridae</i> <sup>1</sup>		
Подсемейство <i>Sciurinae</i> — древесные беличьи		
Род <i>Sciurus</i>		
<i>Sc. vulgaris</i> L. — обыкновенная белка	8	Ленинградская обл.
<i>Sc. (Tenes) persicus anomalus</i> Gmel. — кавказская белка . . . . .	6	Азербайджанская ССР, Закатальский р-н
Подсемейство <i>Xerinae</i> — африканские земляные белки		
Род <i>Spermophilopsis</i>		
<i>Sp. leptodactylus</i> Licht. — тонкопалый суслик . . . . .	3	Туркменская ССР, окр. Тахта-Базара
Подсемейство <i>Marmotinae</i> — наземные беличьи		

<sup>1</sup> По классификации семейства, принятой Громовым и др., 1965.

Триба <i>Tamini</i> — бурундуки			
Род <i>Tamias</i>			
<i>T. (Eutamias) sibiricus</i> Laxm. — азиатский бурундук . . . . .	8	Красноярский край, Иланский р-н	
Триба <i>Citellini</i> — настоящие суслики			
Род <i>Citellus</i> Oken			
Подрод <i>Urocitellus</i> Obolensky			
<i>Citellus (Urocitellus) undulatus</i> Pall. — азиатский длиннохвостый суслик . . . . .	9	Иркутская обл., окр. Иркутска	
Подрод <i>Citellus</i> Obolensky			
<i>C. (aff. Urocitellus) relictus</i> — тьяньшанский, или реликтовый, суслик . . . . .	7	Тянь-Шань	
<i>C. (Citellus) dauricus</i> Brandt. — забайкальский, или даурский, суслик . . . . .	12	Читинская обл., Ононский р-н	
<i>C. (aff. Colobotis) pygmaeus</i> Pall. — малый суслик . . . . .	8	Уральская обл., Теректинский р-н	
Подрод <i>Colobotis</i> Brandt.			
<i>Citellus (Colobotis) major</i> Pall. — большой, или рыжеватый, суслик . . . . .	10	То же	
Триба <i>Marmotini</i> — сурки			
Род <i>Marmota</i> Blumenbach			
<i>M. baibacina</i> Kastsch. — серый, или алтайский, сурок . . . . .	7	Тянь-Шань	
<i>M. sibirica</i> Radde — монгольский сурок, или тарбаган . . . . .	6	Читинская обл., Ононский р-н	
<i>M. camtschatica</i> Pall. — камчатский, или червошапочный, сурок . . . . .	3	Якутская АССР, Хараулахские горы	
<i>M. caudata</i> Geoff. — длиннохвостый, или красный, сурок . . . . .	8	Восточный Памир, Пшарт, Баянд-Киик	

Все экземпляры, использованные в работе, были половозрелыми. В длинных костях их конечностей закрыты метафизарные зоны.

При измерении отдельных костей мы пользовались частично методикой Дюрста (Duerst, 1938). Для всех трубчатых костей брались их максимальная длина, максимальная трансверзальная и сагиттальная ширина в области эпифизов и середины диафиза. Длина лопатки определялась как расстояние от центра суставной ямки до каудального угла лопатки по линии, перпендикулярной суставной поверхности. Ширина лопатки измерялась в самом широком месте по линии, перпендикулярной ее длине. Максимальная длина os coxae по линии, параллельной лонному сращению, соответствовала длине таза. Ширина таза, как максимальная ширина os coxae, измерялась по линии, перпендикулярной его длине.

Перед расчленением конечности на отдельные кости производилось ее рентгенографирование. На рентгенограммах исследовались длина карпального и тарзального отделов кисти и стопы, ширина их на уровне проксимального конца метакарпалей и метатарзалей, длина фаланг пальцев, а также просматривались соединения костей. Сопоставление продольных размеров, полученных при непосредственных промерах костей и на рентгенограммах, показало очень небольшие различия, лежащие в пределах ошибки измерений.

Помимо визуального изучения формы суставных поверхностей и измерения их основных размеров, определялись размах движения в суставах. Измерение дуги движения производилось на рентгенограммах, фиксирующих положение смежных отделов конечности при наибольшем их сгибании, разгибании, приведении, отведении. Для исследования использовались свежие трупы животных.

Часть полученных данных обрабатывалась с применением методов вариационной статистики. Для основных признаков вычислялись средняя арифметическая, ошибка средней арифметической и коэффициент вариации.

При изложении материала последовательно рассмотрим соотношения продольных размеров конечностей и их отделов как признаков, особенно ясно связанных с характером движения животных, а затем и строение отдельных костей поясов и свободных конечностей, свойственное родам и видам, входящим в состав семейства беличьих.

### ПРОДОЛЬНЫЕ РАЗМЕРЫ КОНЕЧНОСТЕЙ И ИХ ОТДЕЛОВ

Сопоставление относительной длины передних и задних конечностей, а также длин их отдельных звеньев наиболее рельефно характеризует роды и виды семейства.

Относительная длина всей передней конечности у представителей подсем. наземных беличьих значительно меньше, чем у древесных. Изменение этого показателя в пределах подсем. *Marmotinae* можно условно представить в виде нисходящей линии следующего порядка: *Tamini*—*Otospermophilini*—*Citellini*.

Представители *Cynomilini* и *Marmotini* имеют несколько большую относительную длину передней конечности, чем *Citellini*. Из *Otospermophilini* наиболее близки к древесным беличьим по данному признаку виды р. *Ammospermophilus*, ближе всего к р. *Citellus* виды р. *Ictidomys*.

Относительную длину всей передней конечности наземных беличьих, населяющих территорию СССР, можно охарактеризовать следующими цифрами: р. *Eutamias* — 41.1% длины тела, р. *Citellus* — от 40.2 до 33.5, р. *Marmota* — от 40.1 до 43.2 (исключение составляет *M. baibacina* — 47.1%). Для сравнения укажем, что у белок р. *Sciurus* длина передней конечности составляет 52.4—47.1% длины тела, у тонкопалого суслика — 45.5.

Среди представителей р. *Citellus* максимальный продольный размер передней конечности имеют суслики реликтовый (40.2%) и длиннохвостый (39.2%). Промежуточное положение занимают желтый суслик (36.6%), даурский (36.2%) и крапчатый (34.7%). Относительно небольшой длиной передней конечности отличаются суслики рыжеватый (33.9%) и малый (33.5%).

Среди изученных видов р. *Marmota* сравнительно самая длинная передняя конечность наблюдается у тьяншанского сурка (47.1%). Длиннохвостый сурок значительно уступает ему в этом отношении (42.2%). Короче всего передняя конечность у тарбагана и камчатского сурка (40.2—40.1%).

Наряду с общей длиной большой интерес представляет сопоставление длины отдельных звеньев конечностей в связи с тем, что их соотношения в основном определяют особенности локомоции (бега, ходьбы, лазания и т. д.), характерные для определенного вида. Поэтому сравнение продольных размеров отдельных звеньев конечностей позволяет лучше дифференцировать видовые особенности рассмотренных животных. Направление изменений относительной длины проксимального и среднего звеньев конечности в ряду беличьих почти полностью совпадает с указанными выше соотношениями, наблюдаемыми на всей передней конечности в целом.

У наземных беличьих по отношению к длине тела самым длинным звеном передней конечности является плечо. В этом отношении они не отличаются от древесных беличьих. Однако количественные соотношения между звеньями конечности значительно различаются в обеих группах. Так, у обыкновенной белки длина плеча равна 17.7% длины тела, несколько короче предплечье (17.2%) и самая короткая часть конечности — кисть (16.8%). Совершенно особые соотношения длины звеньев конечности у тонкопалого суслика. Проксимальный и дистальный отделы почти равны (15.2—15.3%) и больше среднего сегмента (14.8%).



Для всего подсемейства наземных беличьих не удается выявить общих черт в соотношениях отделов передней конечности. Они определяются для отдельных родов. У бурундука различия в величине всех трех звеньев конечности выражены совершенно определенно: относительная длина плеча равна 14.7, предплечья — 13.6, кисти — 12.7%.

В пределах р. *Citellus* нет четких различий в пропорциях отдельных звеньев конечности. Общим для этого рода является наличие относительно длинного проксимального отдела и значительно более коротких среднего и дистального. Два последних звена у одних видов сусликов близки по величине, у других преобладает то первый из них, то второй. В общем относительная длина каждого из отделов конечностей, как и всей конечности в целом, у сусликов и бурундука меньше, чем у изученных представителей подсемейств *Sciurinae* и *Xerinae*. Ближе всего к белке в этом отношении стоят реликтовый и длиннохвостый суслики. У реликтового суслика длина плеча составляет 14.5% длины тела, предплечья — 12.8, кисти — 12.6%. Длина проксимального звена конечности у длиннохвостого суслика равна 14.1, среднего — 12.2, дистального — 12.8%. У даурского и малого сусликов плечо значительно короче, чем у первых двух видов, а два следующих отдела почти равны между собой (у первого из них 11.7 и 11.6%, у второго — 11.1 и 11.2%). Рыжеватый суслик имеет сравнительно короткую кисть (длина ее составляет 10.2, плеча — 12.6, предплечья — 11.0%).

Для представителей р. *Marmota* характерно более выраженное единообразие в соотношении длин сегментов передней конечности. Как и у большинства видов наземных (и древесных) беличьих, у них самый длинный — проксимальный отдел. Средний отдел значительно короче, самая короткая — дистальная часть конечности. Тяньшанский сурок имеет наиболее длинные плечо (17.3%) и предплечье (15.1%), кисть его сравнительно коротка (13.9%). Относительные продольные размеры звеньев передней конечности остальных сурков различаются незначительно. Исключением является камчатский сурок, у которого сильно укорочен дистальный отдел. Длина плеча у *M. caudata* составляет 15.9% длины тела, предплечья — 13.2, кисти — 12.7, у *M. camtschatica* — соответственно 15.7, 12.8, 11.4%, у *M. sibirica* — 15.4, 12.8, 12.3%.

Наряду с длиной отдельных звеньев конечности относительно длины тела представляет большой интерес также сопоставление длины отдельных звеньев с длиной всей конечности. Здесь отчетливо проявляются следующие закономерности: относительная длина плечевого отдела увеличивается по мере перехода от древесного образа жизни к норно-роющему. Если у древесных белок — *Sc. vulgaris* и *Sc. persicus* — длина плеча составляет 34.1—34.3% длины передней конечности, то у наземных беличьих эта величина значительно больше. Плечо короче всего у бурундука — 36.0%, у сусликов р. *Citellus* — от 35.6 у *C. dauricus* до 36.5% у *C. major*, максимальной величины оно достигает у сурков — от 38.1 у *M. baibacina* до 39.4% у *M. camtschatica*. Среди видов сем. беличьих особняком стоит тонкопалый суслик, имеющий минимальную относительную длину плечевого отдела (33.5%).

Средний отдел конечности — предплечье — относительно длины всей передней конечности у наземных беличьих в сравнении с древесными беличьими несколько укорочен. Так, если у белок р. *Sciurus* предплечье составляет 33.4—32.0% длины всей конечности, то у бурундука длина его равна 33.1, у сусликов — 32.3 (от 31.2 до 32.8%), у сурков — 31.95 (от 31.6 до 32.5%).

Продольные размеры кисти наиболее переменны. Длина кисти закономерно убывает от видов, ведущих древесный образ жизни, к норно-роющим наземным формам. В то время как у белок максимальная длина

кисти равна 32.4—33.9% длины конечности, она значительно меньше у бурундука (31.0%), варьирует у видов р. *Citellus* от 32.9 у *C. undulatus* до 30.2% у *C. major* (у большинства видов 31.2—31.5%), сурки имеют относительно самую короткую кисть — от 28.6 у *M. camtschatica* до 30.6% у *M. caudata*.

Общая относительная длина задней конечности у наземных беличьих значительно меньше, чем у древесных, причем укорочение задней конечности еще ярче выражено, чем передней. Относительная длина задней конечности в ряду наземных беличьих изменяется подобно таковой передней конечности. Продольные размеры конечности в целом последовательно убывают в пределах подсем. наземных беличьих в следующем порядке: *Tamini*—*Otospermophilini* (среди них *Ammospermophilus*—*Callospermophilus*—*Otospermophilus*—*Xerospermophilus*—*Ictidomys*)—*Citellini*. Далее длина задней конечности несколько увеличивается у *Cynomiini* и *Marmotini*.

Среди наземных беличьих, обитающих на территории СССР, бурундук характеризуется наиболее длинной задней конечностью (64.4% длины тела). Значительно короче она у сусликов и у сурков, при этом разница в длине задних конечностей сусликов и сурков невелика в отличие от таковой передних конечностей. Для сравнения приведем аналогичные данные для представителей подсемейств *Sciurinae* и *Xerinae*: длина задней конечности у белок р. *Sciurus* равна 69.5—78.9% длины тела, у тонкопалого суслика — 70.6%.

У видов р. *Citellus* самые длинные задние конечности имеют суслики реликтовый (56.0%) и длиннохвостый (55.0%). Сходные величины наблюдаются у некоторых сурков — тьяншанского (56.5%) и длиннохвостого (53.2%). Относительно короткие задние конечности у камчатского сурка (49.3%), тарбагана (50.3%) и некоторых сусликов — рыжеватого (46.3%) и малого (46.0%).

Почти у всех изученных грызунов соотношения отдельных звеньев задней конечности сильно отличаются от таковых передней. В пределах наземных беличьих нашей фауны относительная длина бедра варьирует от 14.8 до 12.3% длины тела, длина голени от 13.6 до 11.0, длина стопы — от 12.7 до 10.2%.

У большинства наземных беличьих (как и у древесных) относительно самым длинным отделом задней конечности является дистальный. В соотношениях между длинами среднего и проксимального звеньев у древесных и наземных беличьих наблюдаются существенные различия. Относительные длины дистального и среднего звеньев задней конечности древесных беличьих очень близки (у *Sc. vulgaris* длина первого из них 28.0, второго — 27.1% длины тела, у *Sc. persicus* — 24.9 и 23.0%), проксимальный отдел значительно укорочен (у *Sc. vulgaris* — 23.5, у *Sc. persicus* — 21.4%).

В отличие от древесных беличьих у большинства наземных сходны относительные длины бедра и голени, в то время как стопа в большей (у сусликов) или в меньшей степени (у сурков) длиннее этих отделов конечности. Из представителей наземных беличьих нашей фауны у бурундука, так же как и в передней конечности, продольные размеры всех сегментов задней конечности сильно отличаются друг от друга. Дистальная часть — наиболее длинная (24.0%), за ней следует средняя часть (21.6%), проксимальная часть конечности короче других (19.0%). Среди сусликов р. *Citellus* длиннохвостый суслик выделяется более длинной стопой, а также тем, что голень у него относительно длиннее бедра. Этими чертами он несколько напоминает древесных белок. У всех других сусликов бедро несколько длиннее голени. Соотношения длин отделов задней конечности у них таковы: у *C. relictus* стопа равна 19.3, бедро — 18.3, го-

лень 17.9% длины тела, у *C. dauricus* — соответственно 17.2, 16.2, 15.9%, у *C. pygmaeus* — 16.5, 15.4, 15.2%, у *C. major* — 15.5, 15.4, 15.2%.

Для сурков характерны небольшие различия относительных длин всех трех сегментов. Так, у тьяншанского сурка и длиннохвостого длина стопы (у первого 18.9, у второго — 18.1%) лишь незначительно превышает длину бедра (18.5 и 17.7%) и голени (18.3 и 17.5%). У камчатского сурка дистальный отдел конечности немного короче (16.6%). У тарбагана проксимальный отдел длиннее (17.4%), чем дистальный и средний (16.8%).

Изменение длин звеньев задней конечности относительно длины всей конечности в ряду беличьих в общем аналогично таковому передней. У норных форм по сравнению с древесными наблюдается удлинение проксимального отдела конечности, укорочение среднего и дистального отделов. В отличие от передней в задней конечности наиболее изменчива у разных видов беличьих длина проксимального отдела. Если у древесных беличьих длина бедра по отношению к длине всей задней конечности составляет 29.9—30.9%, то у наземных беличьих она имеет значительно большую величину: у сусликов — от 31.2 (*C. undulatus*) до 33.5% (*C. fulvus*), у сурков — от 33.2 (*M. caudata* и *M. camtschatica*) до 33.8% (*M. baibacina*). Исключение среди наземных беличьих представляет бурундук, имеющий очень короткое бедро — 29.8% длины всей конечности.

Длина голени (как и длина предплечья) в ряду беличьих изменяется значительно меньше, чем проксимальные и дистальные части задней конечности. У древесных беличьих относительная длина голени составляет 34.6—33.8%, у наземных лишь немного меньше: 33.5% у бурундука, от 32.6 до 33% у сусликов, от 32.4 до 33.3% у сурков.

Длина стопы у древесных беличьих изменяется следующим образом: у бурундука она довольно велика — 35.1%, и относительно близка к величине, наблюдаемой у белок, у которых длина стопы составляет 35.4—35.8% длины всей конечности; у сусликов стопа значительно короче — в среднем 34.2%; исключение среди сусликов — длиннохвостый, который отличается чрезвычайно длинной стопой (36.6%). В этом отношении, как и по относительной длине голени и бедра, он сильно напоминает древесных беличьих. Длина стопы у сурков несколько короче, чем у сусликов — в среднем 33.6% (от 33.0 у *M. camtschatica* до 34.0% у *M. caudata*).

Удлинение конечностей у древесных форм и укорочение их у наземных имело огромное значение в приспособлении животных к условиям жизни. Наличие длинных конечностей у видов, тесно связанных с древесными биотопами, позволило увеличить размах движений, скорость и дальность перемещения в пространстве. В свою очередь относительное укорочение конечностей — приспособление к жизни в норах, когда животные обеспечивают свои жизненные потребности вблизи от основного убежища. Среди норников виды, имеющие относительно более длинные конечности (длиннохвостый суслик, тонкопалый суслик), характеризуются как тесной связью с норой, так и способностью совершать значительные миграции.

У всех беличьих длина задней конечности больше длины передней. Однако разница между относительной длиной обеих конечностей — весьма существенный признак, отличающий одни роды от других. У наземных беличьих эта разница гораздо меньше, чем у древесных, а также у тонкопалого суслика (у *S. vulgaris* она равна 26.2, у тонкопалого суслика — 25.1%). Среди наземных беличьих максимальная разница между относительной длиной передней и задней конечностей наблюдается у бурундука (23.5%), у сусликов эта величина значительно меньше (от 15.8 у длиннохвостого суслика до 12.4% у малого), особенно невелика она у сурков (от 9.2 до 11%).

Значительное преобладание в продольных размерах длины задних конечностей по сравнению с таковой передних характерно для животных,

способных к более быстрому бегу прыжками. Такой тип бега свойствен не только белкам, но и в известной мере некоторым сусликам (длиннохвостому, реликтовому, а также тонкопалому). Наименее подвижные среди беличьих — сурки — отличаются и самой небольшой разницей в длине конечностей.

## ПОЯС ПЕРЕДНИХ КОНЕЧНОСТЕЙ

### Лопатка

Строение лопатки у всех представителей сем. беличьих имеет много сходного: слегка выпуклый аксиллярный край, слабовыраженный передний угол, характерная грушевидная форма fossa glenoidalis; ость лопатки, измеренная по основанию, составляет 91—92% общей ее длины; высота ости постепенно увеличивается от вертебрального края и на расстоянии, равном примерно  $\frac{1}{3}$  длины лопатки, переходит в горизонтально расположенный акромиальный отросток; надостная ямка в общем шире подостной почти в два раза; подостная ямка делится на три (редко четыре) части

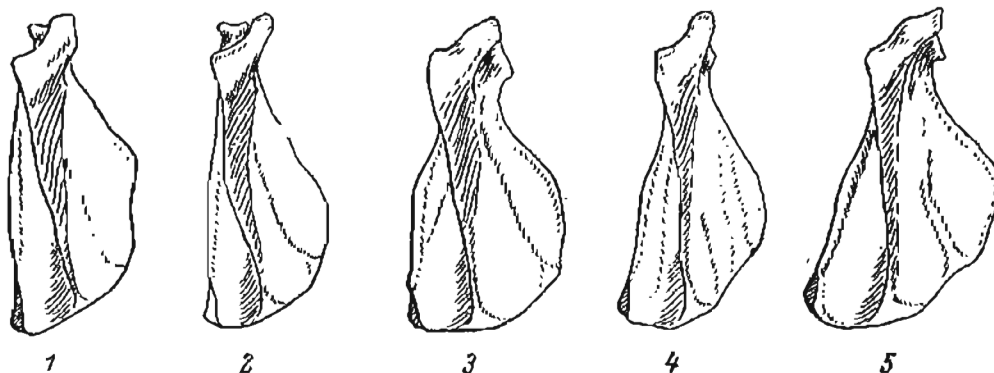


Рис. 1. Лопатка беличьих с паружной стороны. Для сравнения изображены лопатки приведены к одному размеру.

1 — обыкновенная белка (*Sciurus vulgaris* L.); 2 — азиатский бурундук (*Tamias sibiricus* Laxm.); 3 — азиатский длиннохвостый суслик (*Citellus undulatus* Pall.); 4 — малый суслик (*C. pygmaeus* Pall.); 5 — степной сурок (*Marmota bobac* Müll.).

двумя (редко тремя) субскапулярными гребнями; каудальный субскапулярный гребень, проходящий по основанию аксиллярного гребня, в большинстве случаев выражен слабее, чем краниальный (рис. 1).

Однако лопатку представителей подсем. наземных беличьих отличает ряд особенностей. Различия касаются в основном ее продольных и поперечных размеров, общей массивности, конфигурации вертебрального края, строения акромиона, коракоида и гленоидальной ямки, высоты ости. Лопатка наземных беличьих более массивна и тяжеловесна, края ее, в особенности вертебральный, значительно более утолщены, чем у древесных беличьих (у обыкновенной белки эта кость представляет собой тонкую полупрозрачную пластинку).

Характерным является положение аксиллярного гребня лопатки. У наземных беличьих он образует с плоскостью подостной ямки тупой угол, в то время как у древесных беличьих этот угол приближается к прямому. Вследствие описанного положения аксиллярного гребня подостная ямка у наземных беличьих кажется меньше, чем у древесных. Интересно, что у тонкопалого суслика из подсем. *Xerinae* аксиллярный гребень мощно развит, как и у древесных беличьих, направлен почти под прямым углом

вверх. В силу этого подостная ямка у тонкопалого суслика значительно глубже, чем у наземных, а также древесных беличьих.

Вертебральный край лопатки в той части, которая ограничивает субскапулярную ямку, у наземных беличьих утолщен, более круто поворачивает к переднему краю и в большинстве случаев образует в разной степени выраженную вогнутость. Подобная форма вертебрального края лопатки еще в большей мере выражена у тонкопалого суслика. Лопатку древесных беличьих отличает наличие закругленного вертебрального края, незначительно утолщенного и более постепенно переходящего в передний край.

Как уже указывалось, очень характерными являются форма и расположение акромиона, метакромиона, коракоида и *fossa glenoidalis*. У наземных беличьих акромион сравнительно длинный, часто сужающийся к концу, метакромион более выражен, коракоид заметно короче, суставная поверхность гленоидальной ямки менее вытянута по продольной оси, чем у древесных. Тонкопалому суслику свойственны те же признаки в строении лопатки, которые наблюдаются у наземных беличьих, причем они еще более резко выражены.

Относительные продольные размеры лопатки у всех представителей сем. *Sciuridae* варьируют меньше тех же размеров длинных костей конечностей. Общее направление изменений продольных размеров этого отдела и свободной конечности во многом не совпадает. Наиболее длинная лопатка встречается у тонкопалого суслика, а из подсем. *Marmotinae* — у *Otospermophilus*, *Ammospermophilus*, *Neotamias*, *Marmota*. Средней длины лопатка у видов *Cynomys* (а также у древесных беличьих — *Sciurus* и *Tamiasciurus*), относительно коротка, она у большинства представителей р. *Citellus* Старого Света, и особенно у видов р. *Eutamias*.

Что касается относительных поперечных размеров лопатки, то они наиболее велики у представителей р. *Marmota* (сравнительно широкая лопатка характерна также и для некоторых родов подсем. *Xerinae* — тонкопалого суслика и *Sciurinae* — обыкновенной белки), наиболее узкая лопатка свойственна бурундукам родов *Tamias* и *Eutamias*, а также родов *Ammospermophilus* и *Callospermophilus*.

Род *Sciurus*. Лопатка белки тонка, с закругленным позвоночным краем, средней величины акромиальным и метакромиальным отростками и довольно длинным коракоидным отростком. Суставная поверхность ее грушевидной формы, слабо расширена к каудальному краю. Длина ее по отношению к длине тела составляет у обыкновенной белки 11.53%, ширина — 7.40, длина ости — 92.34% длины лопатки. У кавказской белки лопатка несколько массивнее. Длина ее относительно длины тела у этого вида равна 11.49%, ширина — 7.93, длина ости — 88.10% длины лопатки.

Род *Eutamias*. В строении лопатки бурундука проявляются черты как наземных беличьих, так отчасти и древесных. По размерам она близка к таковой ряда сусликов (относительная длина 10.8%, относительная ширина 6.2%). Однако, как и у древесных беличьих, лопатка бурундука представляет собой чрезвычайно тонкую полупрозрачную костную пластинку с закругленным позвоночным краем, сравнительно невысокой остью, средней величины акромиальным отростком и несколько большим, чем у сусликов, коракоидом.

Род *Citellus*. В рассматриваемом аспекте группа сусликов представляется неоднородной. Сравнительно более длинная и широкая лопатка отличает *C. undulatus* и *C. relictus* и сближает их в этом, как и в других отношениях, с древесными беличьими. Длина лопатки относительно длины тела у первого из них равна 10.7, у второго — 11.2%, ширина лопатки относительно длины тела — соответственно 6.8 и 7.2%. Те же показате-

тели у обыкновенной белки составляют 11.5 и 7.4%. Сходство в строении лопатки этих видов и древесных беличьих наблюдается и в ее внешней форме. Лопатка длиннохвостого суслика характеризуется более вытянутой по вертикальной оси суставной ямкой, более длинным коракоидным отростком, закругленным позвоночным краем, более полого и постепенно переходящим в передний край.

Строение лопатки других видов сусликов в общем довольно сходно и при наличии индивидуальных и видовых вариаций имеет характерные особенности наземных беличьих. Относительные продольные и поперечные размеры рассматриваемого звена плечевого пояса у них несколько меньше, чем у длиннохвостого и реликтового сусликов. Отношение длины лопатки к длине тела варьирует от 9.01 у *C. major* до 10.4% у *C. dauricus*, отношение ширины к длине тела — от 6.1 у *C. pygmaeus* до 6.5% у *C. dauricus*.

**Род *Marmota*.** Среди наземных беличьих нашей фауны сурки выделяются более массивной, длинной и значительно более широкой лопаткой. Относительная длина ее составляет от 11.7 у *M. camtschatica* до 12.6% у *M. baibacina*, относительная ширина соответственно от 8.0 до 9.0%. Лопатка сурков характеризуется еще менее, чем у сусликов, вытянутой в вертикальном направлении гленоидальной ямкой, значительной высотой ости, более рельефно выраженным метакромионом и акромиальной бутри-стостью, несколько более длинным коракоидом. Форма лопатки сурков, особенно конфигурация ее позвоночного края, а также выраженность переднего угла варьируют индивидуально более значительно в пределах каждого вида р. *Marmota*, чем наблюдается в р. *Citellus*.

### Ключица

Ключица хорошо развита у всех беличьих. Это продолговатая и тонкая кость, уплощенная в каудо-краниальном направлении и слегка изогнутая. Акромиальный конец ее ложковидно расширен и несет на внутренней поверхности ямку (место крепления *m. coraco-clavicularis*), которая у *Cynomys* и *Marmota* мельче и шире, чем у других сциурид; у *Tamiasciurus* часть, окружающая корако-клавикулярную ямку, расширена и отделена от акромиального конца сжатой областью; стернальный конец на поперечном срезе имеет неправильно овальную или треугольно-овальную форму; на вентральном крае его у *Ammospermophilus* имеется мелкая бороздка; дорсальный край слегка вогнут, вентральный — выпуклый.

В строении ключицы намечаются некоторые черты, свойственные всем представителям подсем. наземных беличьих. Это в основном продольные и поперечные размеры, особенности конфигурации акромиального и стернального концов, степень изогнутости. У наземных беличьих по сравнению с древесными ключица более расширена на концах; суставная поверхность для сочленения с акромионом располагается под менее острым углом к продольной оси ключицы; степень изгиба в каудо-вентральной плоскости, особенно у крупных представителей наземных беличьих, больше, чем у древесных.

**Род *Sciurus*.** Белки обладают хорошо развитой ключицей. Относительная длина ее у обыкновенной белки равна 8.26% длины тела. Поперечник средней части составляет у этого вида 9.1% общей длины ключицы. Стернальный конец ее несколько утолщен и имеет овальное сечение, акромиальный — уплощен спереди назад и слабо изогнут.

**Род *Eutamias*.** Бурундук характеризуется минимальной среди наземных беличьих относительной длиной ключицы (6.86% длины тела) и в то же время относительно широкой средней ее частью (10.1% длины всей ключицы), широким ложковидным расширением стернального конца (11.8%

длины ключицы). Ключица его очень слабо изогнута в каудо-вентральной плоскости.

**Род *Citellus*.** Суслики с точки зрения строения ключицы не представляют единой группы. Относительная длина ключицы варьирует: 7.7% длины тела у желтого, 7.6 у длиннохвостого и даурского сусликов, 7.05 у малого и 6.9% у рыжеватого. Максимальная длина ключицы перечисленных видов сусликов несколько приближается к таковой у обыкновенной белки. Поперечные размеры ключицы в средней части в общем у сусликов меньше, чем у древесных беличьих. Даже у сусликов с наибольшей для р. *Citellus* относительной шириной средней части — желтого (8.7% длины всей ключицы) и рыжеватого (8.26%) — ключица меньше, чем у обыкновенной белки. Однако стернальный конец ее у большинства сусликов шире, чем у древесных беличьих, в меньшей степени это относится к акромиальному концу. Мало различаются поперечные размеры ключицы у мелких видов сусликов — даурского (8.1%), малого (7.8%), крапчатого (7.3%). У этих видов ложкообразное расширение на акромиальном конце значительно шире, чем на стернальном, ключица слабо изогнута в каудокраниальной плоскости. У некоторых представителей р. *Citellus* самой широкой частью ключицы оказывается отдел, сочленяющийся с грудиной (таковы рыжеватый, желтый, длиннохвостый суслики). Длиннохвостый суслик выделяется среди видов р. *Citellus* наиболее узкой ключицей.

**Род *Marmota*.** Ключица сурков имеет ясно очерченные особенности строения. У нее максимальная среди наземных (и древесных) беличьих относительная длина (9.2—9.7% длины тела). Ширина ее в средней части сравнительно невелика (примерно такая же, как у сусликов), но дистальный и проксимальный отделы ее сильно расширены и в 1.7—1.9 раза превышают среднюю часть. Ложкообразное расширение на акромиальном конце, резко увеличиваясь, переходит в суставную площадку, которая, таким образом, является самой широкой частью ключицы. Ключица у сурков более изогнута во фронтальной плоскости, особенно на стернальном конце, чем у сусликов.

## ХАРАКТЕРИСТИКА ОТДЕЛЬНЫХ КОСТЕЙ ПЕРЕДНЕЙ КОНЕЧНОСТИ;

### Плечевая кость

Плечевая кость у роющих форм значительно отличается от таковой у древесных. Помимо уже указанного удлинения по отношению к длине всей конечности и укорочения по отношению к длине тела, эта кость сильно утолщена и имеет более выраженный рельеф.

Относительное расширение костей конечностей, в особенности их дистальных отделов, у роющих животных способствует усилению прочности костной основы, а также обеспечивает увеличение площади крепления мышц.

Представители сем. беличьих, обитающие на территории СССР, имеют следующие особенности строения плечевой кости (рис. 2).

**Род *Sciurus*.** Плечевая кость обыкновенной белки довольно узка, с округлой головкой, слабо развитыми гребнями большого бугра и латерального мыщелка (последний составляет менее 1/3 длины кости). Эта же кость у кавказской белки несколько короче и шире в поперечнике. Относительная ширина ее (на середине диафиза) равна 7.3% длины кости (7.2% у обыкновенной белки). Кроме того, плечевая кость кавказской белки отличается значительной по сравнению с обыкновенной белкой величиной передне-заднего диаметра середины тела кости, так как гребень большого бугра у нее сильно развит и доходит почти до середины кости. Отношение поперечного диаметра к передне-заднему на середине диафиза



равно у этого вида 71.82%, в то время как у обыкновенной белки эта величина составляет 89.0%. Головка плеча у кавказской белки более широкая, сильнее развит ее большой бугор. Особенно расширен в поперечном направлении у нее дистальный конец плечевой кости, имеющий лучше выраженные мыщелки и гребень латерального мыщелка.

Плечевой сустав белок, как и других беличьих, шаровидный, многоосный, имеет три степени свободы.

При закрепленной лопатке угол, образуемый продольными осями плечевой кости в положениях от наибольшего сгибания плеча до наибольшего его разгибания, составляет у белки 125—130°. У сусликов этот же угол незначительно меньше — 115—120°. Однако в итоге размах движения конечности в плечевом суставе в сагиттальной плоскости у белки по сравнению с сусликами и другими наземными беличьими значительно увели-

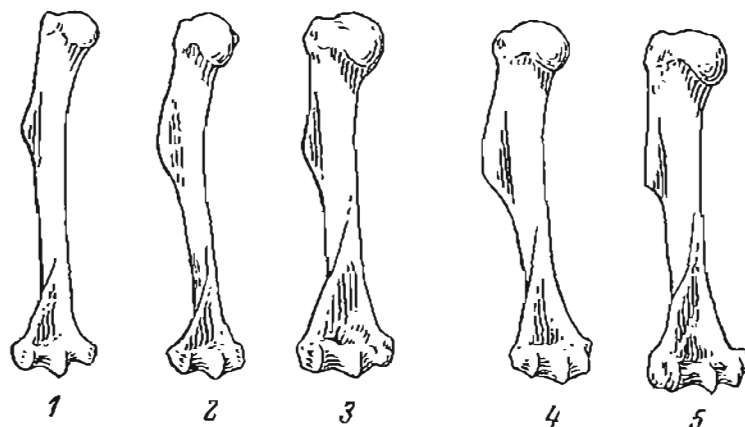


Рис. 2. Плечевая кость беличьих. Вид сбоку.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

чивается за счет удлинения плеча и всей конечности в целом (рис. 3). У белки при свободном движении лопатки плечо описывает дугу в 290°. Что же касается движений в плечевом суставе вокруг сагиттальной оси, то в этом случае размах движения у белки значительно больше, чем у наземных беличьих. При закрепленной лопатке у белки плечо приводится медиально на 30—40°, отводится латерально на 90, размах составляет 130°. У суслика же угол приведения плеча равен 25, отведения — 60—70°. Размах движения в этом случае у него составляет 85—90°. Размах движения конечности у белки и в этом направлении увеличивается за счет удлинения плеча и всей конечности.

**Род *Eutamias*.** Наиболее узкой плечевой костью среди наземных беличьих обладает бурундук. Величина относительного поперечного диаметра середины кости относительно ее длины у этого вида близка к таковой у древесных белок (у бурундука она составляет 7.6%). Передняя часть диафиза плечевой кости бурундука имеет округлую форму с очень слабым преобладанием сагиттального диаметра над поперечным. Верхний эпифиз несколько шире, чем у древесных белок, поэтому представляется относительно более округлым. Дельтовидный гребень развит несколько сильнее, чем у белок, и расстояние от проксимального конца его до вершины составляет 40% длины кости (у обыкновенной белки — 38%). В то же время нижний эпифиз у бурундука уже и гребень латерального мыщелка развит слабее, чем у древесных белок (расстояние от дистального конца кости до проксимального конца гребня у бурундука равно 42.2% длины кости, у обыкновенной белки — 48.2%).

**Род *Citellus*.** У сусликов поперечные размеры плечевой кости значительно больше, чем у бурундука. Наиболее узкой и сильно сжатой с боков



плечевой костью среди представителей р. *Citellus* отличается длиннохвостый суслик (ширина поперечного диаметра у этого вида составляет 8.1% длины кости). Чрезвычайно широкой, сходной в этом отношении с таковой у сурков костью характеризуется желтый суслик (отношение поперечного диаметра к длине всей кости у него равно 9.5%). Реликтовый, рыжеватый и крапчатый суслики имеют средней ширины плечевую кость (ширина середины эпифиза 8.3—8.4% длины кости), у даурского и малого она несколько больше — 8.6—8.7%.

Дельтовидный гребень этой кости у сусликов сильнее развит, более резко выступает вперед, дистальнее оканчивается на диафизе (расстояние от крайней проксимальной точки кости до вершины гребня равно 40—45% длины всей кости). Такое положение гребня создает определенные биомеханические отношения, выгодные с точки зрения проявления силы мускулов, прикрепляющихся здесь и играющих важную роль в дви-

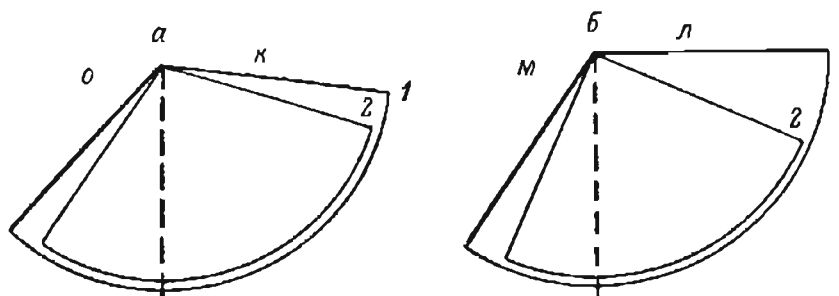


Рис. 3. Размах движения в плечевом суставе (схема).

а — в сагиттальной плоскости; б — в сегментальной плоскости. о — орально, к — каудально, м — медиально, л — латерально по отношению к вертикали, проведенной через центр сустава. 1 — обыкновенная белка; 2 — рыжеватый суслик.

жениях, связанных с рытьем грунта. Особенно рельефно выражен гребень у даурского, длиннохвостого, желтого и малого сусликов, несколько слабее — у рыжеватого и крапчатого.

Нижний эпифиз плечевой кости у сусликов также шире, чем у бурундука и древесных беличьих. У большинства видов мощно развит гребень латерального надмыщелка, доходящий до середины кости и несколько выше. В этом отношении исключение составляет длиннохвостый суслик, у которого этот гребень развит слабее и оканчивается несколько дистальнее, чем у других сусликов.

Головка плечевой кости сусликов округла, суставная ямка лопатки поперечно более расширена, чем у белок, что несколько ограничивает движения вокруг сагиттальной оси — приведение и отведение плеча. Увеличение размаха движения вокруг фронтальной оси в сагиттальной плоскости тела для наземных беличьих очень важно, так как оно соответствует основному направлению движений передней конечности при рытье. Увеличение же диапазона движения за счет удлинения конечности при норном образе жизни невыгодно. Поэтому размах сгибания и разгибания плеча у сусликов возрастает за счет увеличения дуги движения в суставе, которая, как уже указывалось, незначительно меньше, чем у древесных беличьих.

**Род *Marmota*.** Среди наземных беличьих нашей фауны наиболее массивной и широкой в поперечнике плечевой костью характеризуются сурки. Относительная ширина средней части диафиза у них достигает 9.85% длины кости. Тяньшанский и длиннохвостый сурки имеют самые большие среди сурков поперечные размеры плечевой кости. Дельтовидный гребень у сурков мощно развит и более, чем у других наземных беличьих, высту-

пает фронтально (как и у *Synomys*). Нижний эпифиз у сурков шире, чем у сусликов. Гребень латерального бугра у сурков, как и у большинства сусликов, доходит до середины кости, но значительно расширен латерально. Среди сурков узостью плечевой кости и более слабым развитием надмыщелков, дельтовидного гребня и гребня латерального надмыщелка выделяется камчатский сурок.

### Лучевая и локтевая кости

Помимо отмеченного уменьшения длины костей предплечья по отношению как к длине тела, так и к длине всей передней конечности, для этих костей характерно увеличение их поперечных размеров у норных форм по сравнению с древесными.

Середина диафиза лучевой кости у наземных беличьих несколько сдавлена с боков в отличие от таковой у древесных беличьих, сжатой в передне-заднем направлении. Кроме того, для наземных беличьих характерно преобладание поперечного диаметра головки лучевой кости над сагиттальным, что уменьшает подвижность в месте соединения обеих костей предплечья, создавая таким образом лучшую опору при сильных роющих движениях. Характерно также расширение дистальных концов костей предплечья, увеличение передне-заднего диаметра локтевой кости, что усиливает прочность на излом в направлении основных движений.

Относительно удлиняется у наземных беличьих локтевой отросток по сравнению с таковым у древесных форм. Данный признак приобретает особое значение, поскольку к локтевому отростку прикрепляются основные разгибатели локтевого сустава (*m. triceps brachii*). Удлинение локтевого отростка как плеча рычага силы при разгибании локтевого сустава дает возможность с меньшей затратой мускульной энергии совершать сильные роющие движения. В противоположность этому наличие более короткого локтевого отростка у древесных беличьих позволяет выполнять движения с меньшей силой, но с большей скоростью, что важно при беге, прыжках и лазании.

Лучевая и локтевая кости удерживаются вместе межкостной связкой, которая имеет тенденцию к окостенению у *Marmota* и в меньшей степени у *Synomys*. Этим достигается выгодное при роющей деятельности укрепление подвижных костей предплечья. У других наземных беличьих в месте прикрепления неокостеневающей межкостной связки на локтевой кости имеется слабое возвышение. В отличие от этого у древесных белок в средней части локтевой кости межкостный гребень значительно расширен. Протяженность соприкосновения дистальных концов костей предплечья у наземных беличьих меньше, чем у древесных.

Из более мелких признаков, характеризующих особенности строения костей предплечья у отдельных родов наземных беличьих, можно отметить следующие: лучевая кость слегка вогнута каудо-медиально, проксимальный конец ее меньше, чем дистальный. Возвышенность *m. abductor pollicis longus* больше у *Otospermophilus*, чем у других земляных белок. У *Ammospermophilus* каудальная поверхность проксимального конца лучевой кости более глубоко вогнута, межкостный и медиальный гребни отчетливее выражены. Протяженность пронаторного гребня короче у видов р. *Citellus*, чем у земляных белок. У *Marmota* обычно встречается маленькая ямка на месте возвышенности *m. abductor pollicis longus*; эта возвышенность хорошо выражена у *Synomys*. Проксимальный конец локтевого отростка у *Ammospermophilus* повернут более медиально, чем у других земляных белок; латеральная ямка имеет минимальные среди древесных беличьих размеры у *Ictidomys*, максимальные — у *Otospermophilus*. Медиальная ямка мала или отсутствует у сурков, луговых собачек и

земляных белок, за исключением *Ammospermophilus* и *Callospermophilus*, межкостный гребень толще, чем у древесных беличьих. Локтевой отросток у большинства наземных беличьих составляет одну прямую с телом кости, у бурундука слегка согнут краниально в отличие от древесных беличьих, у которых он значительно отклонен в этом направлении.

Ниже укажем особенности строения костей предплечья у древесных и наземных беличьих фауны СССР.

**Род *Sciurus*.** Кости предплечья древесных белок, как и плечевая кость, длинны и тонки (рис. 4). У *Sc. vulgaris* соединение обеих костей довольно подвижно, между ними сохраняется просвет. У *Sc. persicus* кости предплечья несколько короче и шире, чем у *Sc. vulgaris*, и между ними имеется значительно больший просвет. Локтевой отросток сильнее развит у кавказской белки (13.99% длины кости, у обыкновенной —

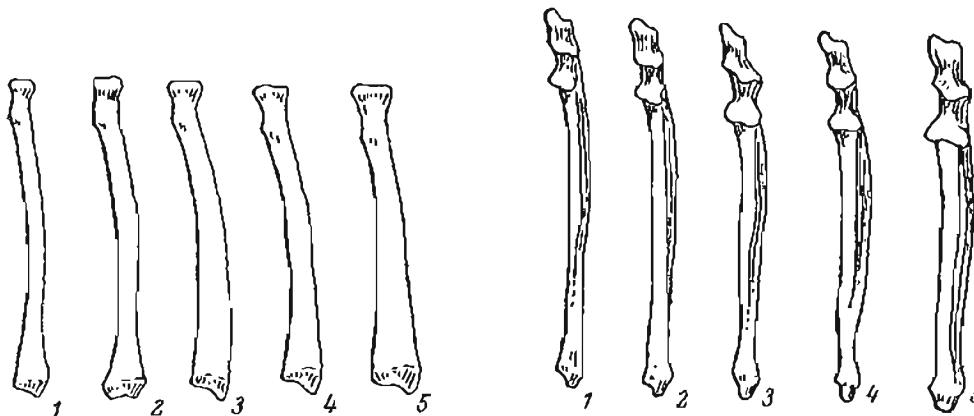


Рис. 4. Лучевая и локтевая кости беличьих. Вид сбоку.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

11.90%). У обыкновенной белки головка лучевой кости несколько более округла, чем у кавказской, нижний же эпифиз несколько более поперечно уплощен.

**Род *Eutamias*.** Наименьшими поперечными размерами костей предплечья среди наземных беличьих нашей фауны характеризуется бурундук. Середина диафиза лучевой кости у него очень слабо сжата медио-латерально, относительная ширина кости очень близка к таковой у древесных беличьих (5.3% длины кости), головка ее несколько более округла, чем у последних; поперечные размеры нижнего эпифиза почти равны в отличие от других наземных и древесных форм, у которых преобладает латеро-медиальный диаметр. Локтевая кость по относительной длине локтевого отростка (12.45% длины кости) и величине передне-заднего диаметра (6.5% длины кости) почти не отличается от таковой древесных беличьих.

**Род *Citellus*.** Кости предплечья у сусликов значительно шире и массивнее, с более ярко выраженным рельефом, чем у бурундука и белок. Относительный поперечный диаметр лучевой кости, сильнее сжатой с боков, чем у бурундука, составляет у разных видов сусликов от 6.5 до 7.6% ее длины; головка лучевой кости значительно сжата в передне-заднем направлении (отношение поперечного диаметра к передне-заднему у сусликов равно 136.3—150.2, у белок — 124.0—128.0%), нижний эпифиз также значительно расширен; резко выражены межкостный и медиальный гребни. Локтевая кость значительно расширена, особенно в передне-заднем направлении (относительная величина передне-заднего диаметра от 6.58 до 8.10%), удлинен локтевой отросток (от 15.8 до 17.9%).

Размах сгибательно-разгибательных движений в локтевом суставе у сусликов несколько меньше, чем у древесных беличьих. Угол, образо-

ванный продольными осями предплечья при его наибольшем сгибании и разгибании, у обыкновенной белки составляет около  $130^\circ$ , в то время как у рыжеватого суслика — лишь около  $120^\circ$ . Диапазон движения конечности в локтевом суставе у древесных беличьих значительно увеличивается за счет удлинения предплечья (рис. 5).

Реликтовый суслик среди других видов выделяется относительно узкими костями предплечья. У длиннохвостого суслика локтевая кость увеличена в поперечном направлении. Самыми мощными среди сусликов костями предплечья, в особенности расширенной сагиттально локтевой костью, отличается желтый суслик.

**Род *Marmota*.** У сурков по сравнению с сусликами кости предплечья не только удлинены, но и имеют большие поперечные размеры. Это особенно ярко выражено в увеличении сагиттального диаметра локтевой кости, достигающего у сурков 8.8—9.5% длины кости. Длина локтевого отростка у них значительно больше, чем у сусликов, и составляет от 18.1 до 19.0% длины локтевой кости. Лучевая кость, как и у сусликов, сжата с боков, головка ее более выраженной овальной формы (отношение поперечного диаметра к передне-заднему составляет 148.9—155.0%), нижний эпифиз также более расширен, межкостный и медиальный гребни сильно развиты. Более узкими костями предплечья отличается длиннохвостый сурок, более мощными — тяньшанский и тарбаган.

Размах сгибательно-разгибательных движений в локтевом суставе у сурков еще меньше, чем у сусликов. Величина дуги у тарбана в среднем равна лишь  $121.7^\circ$ .

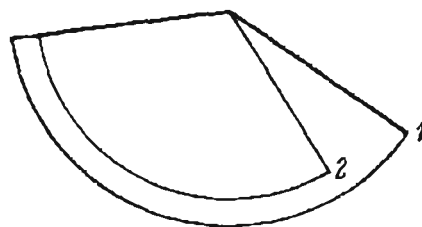


Рис. 5. Размах движения в локтевом суставе (схема).

1 — обыкновенная белка; 2 — рыжеватый суслик.

### Кисть

Кисть беличьих как наземных, так и древесных, не является исключительно специализированной к определенному роду деятельности (рытью, лазанью, бегу и т. д.), но в деталях строения ее существует определенная адаптированность (рис. 6).

Наряду с относительным укорочением наблюдается расширение кисти у наземных беличьих по сравнению с древесными. Оба эти признака весьма характерны для наземных беличьих, так как при рытье короткой и широкой кистью (с относительно укороченными пальцами и массивными костями метакарпалий и фаланг) одновременно разрыхляется и выбрасывается большее количество грунта. Если у древесных беличьих нашей фауны ширина кисти относительно ее длины составляет 19.1—21.0%, то у бурундука эта величина уже возрастает до 22.1, у сусликов — до 24.3—26.1, у сурков — до 26.0—30.7%. Относительная ширина кисти тонкопалого суслика (24.1%) мало отличается от таковой сусликов р. *Citellus*.

Весьма показательно также соотношение между длиной отдельных пальцев и метакарпальных костей. У наземных беличьих метакарпалии более массивны, чем у древесных, у которых они длиннее и тоньше. Пястные кости несколько короче и толще у бурундуков, чем у древесных белок, средней величины у земляных белок, наиболее массивны у луговых собачек и сурков. У древесных белок расположение метакарпалий в порядке возрастания их длины таково: I—V—II—III—IV. В отличие от них у наземных беличьих метакарпалии по этому признаку располагаются иначе: I—V—II—IV—III. У бурундуков III и IV метакарпалии почти равны.

Первый палец сильно редуцирован у всех беличьих, но относительно более длинен у бурундуков (р. *Neotamias*) и *Synomys*. Только у луговых собачек он снабжен настоящим когтем, у всех других видов несет плоскую ногтеобразную пластинку. Когти остальных пальцев у наземных беличьих слабо изогнуты, затуплены, относительно более длинные, чем у древесных беличьих, у которых они имеют большой изгиб и заострены. Особенно боль-

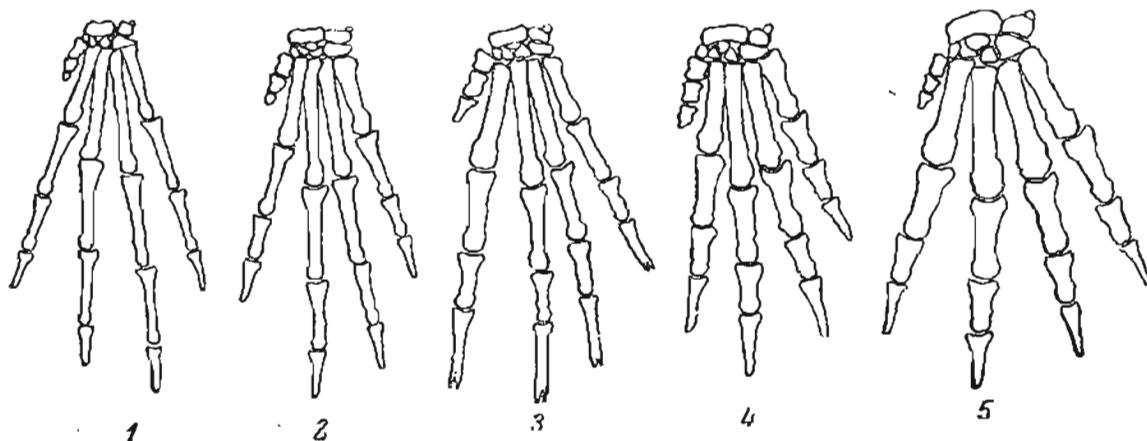


Рис. 6. Кисть беличьих.

1 — обыкновенная белка (*Sciurus vulgaris* L.); 2 — азиатский бурундук (*Tamias sibiricus* Laxm.); 3 — тонкопалый суслик (*Spermophilopsis leptodactylus* Licht.); 4 — большой суслик (*Citellus major* Pall.); 5 — монгольский сурок (*Marmota sibirica* Radde).

шой длиной отличаются когти представителя подсем. *Xerinae* тонкопалого суслика (приспособление к передвижению и рытью в условиях песчаного грунта).

I палец — с двумя фалангами (иногда у некоторых сурков редуцированными), остальные пальцы — с тремя. Пальцы по длине располагаются

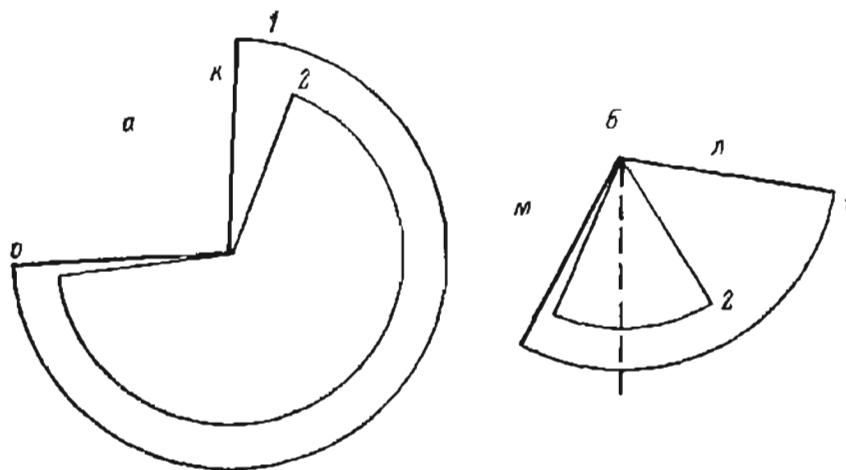


Рис. 7. Размах движения в луче-запястном суставе беличьих.

Обозначения те же, что и на рис. 3.

в порядке, указанном для метакарпальных костей. У наземных беличьих, таким образом, самым длинным пальцем является III в отличие от древесных, у которых максимальную длину имеет IV палец.

Интересно отметить, что у тонкопалого суслика, как и у наземных беличьих, наиболее длинный среди пальцев кисти III, но остальные пальцы располагаются в порядке увеличения длины иначе: I—V—IV—II—III.

Перечисленные особенности соотношения длины лучей кисти у беличьих могут рассматриваться как специализированные признаки. Поскольку

основные движения суслика при рытье проходят в плоскости, параллельной плоскости тела (подгребание грунта под туловище), основная нагрузка приходится на средний третий палец и два с ним соседних. Образуется как бы симметричный клин (заостренная симметричная лопатка), наиболее удобный при таком способе рытья.

Иное распределение продольных размеров лучей кисти у древесных белчих позволяет при лазании охватывать большую площадь, создавая тем самым более прочную опору. Диапазон движений в луче-запястном суставе у древесных белчих немного больше, чем у наземных (рис. 7). Размах движений кисти при рентгенографировании ее в положениях наибольшего сгибания и разгибания составляет у белки примерно 265°, у рыжеватого суслика — только 220°. Также увеличен у древесных белчих размах отведения и приведения кисти (85—100° у обыкновенной белки, 55° — у рыжеватого суслика). При этом следует отметить, что у белки отведение кисти в сторону в два раза превышает приведение ее медиально: в первом случае угол отклонения кисти от средней линии составляет 70—85°, во втором — 30—35°. У суслика же движения кисти в обе стороны примерно одинаковы — по 30°. Общий диапазон движения в луче-запястном суставе древесных белчих, как и в других суставах, сильно увеличивается за счет удлиненной кисти (рис. 7).

### ПОЯС ЗАДНИХ КОНЕЧНОСТЕЙ

Относительная длина таза мало характерна как признак, отличающий наземных белчих от древесных, поскольку эта величина очень незначительно варьирует у разных видов семейства. Так, у белок и большинства сурков длина таза составляет 17.2—19.2% длины тела, лишь немного меньше она у бурундука и большинства сусликов (15.50—16.70%). Среди сусликов удлиненным тазом отличается реликтовый (18.0%). Минимальную относительную длину таза среди сурков имеет камчатский (15.5%). Лишь единственный в нашей фауне представитель подсем. *Xerilae* — тонкопалый суслик выделяется чрезвычайно длинным тазом (21.6% длины тела). Намечаются некоторые различия в ширине таза: у сурков и луговых собачек таз шире, чем у других наземных белчих, в то время как таз у древесных белок родов *Sciurus* и *Tamiasciurus* характеризуется сравнительной узостью.

Значительно более яркие различия между древесными и наземными белчими проявляются в форме таза, пропорциях его отдельных частей, положении и форме вертлужной ямки (рис. 8). У наземных белчих вертлужная ямка расположена более каудально, чем у древесных. Если у обыкновенной белки отношение длины предвертлужной части таза к длине завертлужной равно 168.5%, то у наземных белчих оно значительно выше — от 173.0 до 200.0%. Интересно, что у тонкопалого суслика указанное отношение еще меньше, чем у белки, — 156.7%. Характерна и форма вертлужной ямки. У древесных белчих она округла и края ее лежат на одном уровне. У наземных белчих каудальный и краниальный края ямки приподняты, а у многих видов этой группы сама ямка несколько вытянута в передне-заднем направлении (сурки, некоторые суслики).

Большие различия наблюдаются в строении подвздошной части таза у обеих сравниваемых групп. Подвздошная кость наземных белчих более мощная, длинная и широкая, с хорошо развитыми гребнями для крепления мышц. Если отношение длины этого отдела таза к общей его длине у белок составляет 61.5—61.7%, то у бурундука, сусликов и сурков оно равно 63.0—64.0%. У большинства наземных форм (за исключением бурундука) дорсальная часть латеральной его поверхности шире, чем вентральная, ягодичная линия резко выступает, так что крыло подвздош-

ной кости на поперечном срезе имеет вид треугольника. У сусликов и особенно у сурков краниальный конец подвздошной кости оканчивается резко выступающим крючковидным *crista iliaca*, к которому прикрепляются ягодичные мышцы. В отличие от наземных беличьих у древесных эта часть *os ilium* закруглена, а гребень подвздошной кости очень слабо развит. Крестцово-подвздошное сочленение у наземных беличьих имеет большую протяженность, свободная каудальная часть *os ilium* короче, а расстояние от тазобедренного сустава до крестцово-подвздошного несколько длиннее. Кроме того, у них более мощно развита седалищная часть *os coxae*. Особенно сильно утолщены и расширены тело и восходящая (дорсальная)

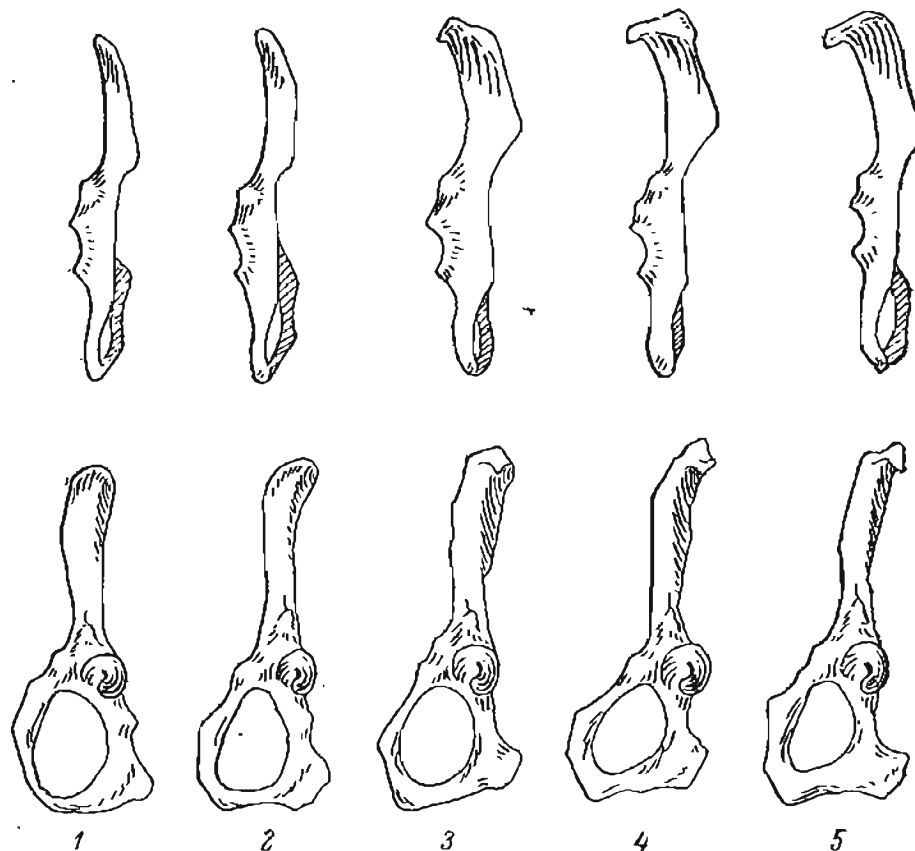


Рис. 8. Тазовая кость беличьих. Вид сверху (верхний ряд), вид сбоку (нижний ряд).

Обозначения те же, что и на рис. 1.

ветвь *os pubis*. У сурков и сусликов, а также у тонкопалого суслика рельефно выделяется седалищный бугор. В отличие от древесных у наземных беличьих идио-пектиная область уже и менее выделяется расположенное на ней возвышение.

Для представителей наземных беличьих, обитающих на территории СССР, характерны следующие особенности.

**Род *Sciurus*.** Общая длина таза составляет 17.2% длины тела у обыкновенной белки и 18.8% — у кавказской. Таз у кавказской белки, как и другие кости скелета конечностей, несколько массивнее, чем у обыкновенной. По соотношению предвертлужной и завертлужной частей таза оба вида отличаются незначительно. У обыкновенной белки предвертлужная часть равна 61.74% длины таза, завертлужная — 42.77, у кавказской соответственно 61.53 и 41.1%. Как уже упоминалось, таз белок имеет узкую подвздошную кость со слабовыраженным гребнем на ее крыле, неясно выражен седалищный бугор.

**Род Eutamias.** В строении таза бурундука много черт, сближающих его, с одной стороны, с древесными белками, с другой — с сусликами.

По общей относительной длине таза (16.76% длины тела), а также по положению вертлужной впадины (отношение предвертлужной части к завертлужной равно 173.0%) бурундук занимает промежуточное положение между обеими указанными группами. Края вертлужной ямки расположены в одной и той же плоскости, как и у древесных белок, но в то же время сама ямка более вытянута в каудо-краниальном направлении. Длина подвздошной кости относительно длины таза у бурундука мало отличается от таковой у сусликов и сурков, но по форме она больше напоминает таз белок. Так же как и у последних, у бурундука подвздошная кость относительно узка, дорсальная часть ее латеральной поверхности уже вентральной, *crista iliaca* слабо выражен, крестцово-подвздошное соединение имеет большую, чем у белок, протяженность; как и у белок, слабо выражен седалищный бугор, тело *os pubis* менее расширено, однако илио-пектиальное возвышение менее рельефно, подобно таковому у сусликов.

**Род Citellus.** Для большинства видов сусликов характерна небольшая по сравнению с древесными белками и сурками относительная длина таза — 16.1% длины тела у длиннохвостого, 15.5—15.6% у остальных видов. Исключение составляет реликтовый суслик, имеющий большую длину таза — 18.0%. Вертлужная ямка расположена наиболее каудально у даурского, крапчатого, малого, рыжевато- и реликтового сусликов. У первых трех из перечисленных видов отношение предвертлужной части к завертлужной составляет 187.0—189.0, у двух других — 199.0—201.3%. Более краниально располагается вертлужная впадина у длиннохвостого и желтого сусликов (вышеуказанное соотношение частей таза равно 177 и 172.6%), крестцово-подвздошное соединение расположено у них несколько ближе к центру тазобедренного сустава.

**Род Marmota.** Как уже указывалось, у большинства сурков относительная длина таза приближается к таковой у древесных беличьих. Максимальной величины она достигает у тьяншанского сурка (19.21% длины тела), средней — у длиннохвостого (17.8%) и тарбагана (18.07%) и минимальной — у камчатского сурка (15.5%). По расположению вертлужной впадины сурки сходны с сусликами, однако отношение предвертлужной части к завертлужной у них несколько меньше, чем у сусликов: 180° у тьяншанского, 178 у длиннохвостого, 175 у камчатского сурков и 173% у тарбагана. Вертлужная ямка у сурков более вытянута кранио-каудально и расположена ближе к крестцово-подвздошному соединению, чем у сусликов. Величина относительной протяженности соединения таза с позвоночником примерно такая же, как и у сусликов, свободная краниальная часть *os ilium* несколько длиннее.

## ХАРАКТЕРИСТИКА ОТДЕЛЬНЫХ КОСТЕЙ ЗАДНИХ КОНЕЧНОСТЕЙ

### Бедренная кость

Для бедренной кости наиболее показательными признаками с точки зрения характеристики наземных беличьих являются, кроме вышеуказанной разницы в ее относительной длине, также и относительные поперечные размеры, форма и положение головки и бугров.

Поперечные размеры бедра у представителей подсем. *Marmotinae* значительно превышают таковые у древесных беличьих и увеличиваются от минимальных у *Tamias*, *Ammospermophilus*, *Callospermophilus*, средних у *Xerospermophilus*, *Ictidomys*, *Otospermophilus* до максимальных у *Citellus*, *Marmota* и *Cynomys*.



Ниже укажем особенности строения бедренной кости древесных и наземных белых, населяющих территорию Советского Союза (рис. 9).

**Род *Sciurus*.** Бедренная кость белок относительно удлиненная и узкая. Соотношения ее поперечных размеров у обоих видов нашей фауны различны. У кавказской белки по сравнению с обыкновенной увеличен поперечник средней части диафиза (7.64% длины кости, у обыкновенной белки — 6.40%), а также ширина верхнего и нижнего эпифизов. Тело кости *S. persicus* сильнее сжато спереди назад. Отношение поперечного диаметра средней части диафиза кости к его передне-заднему диаметру у этого вида составляет 108.7%, тогда как у *S. vulgaris* — 104.8%. Особенно заметно у кавказской белки расширение дистального эпифиза бедра. Лучи развиты у нее и все три вертела бедра.

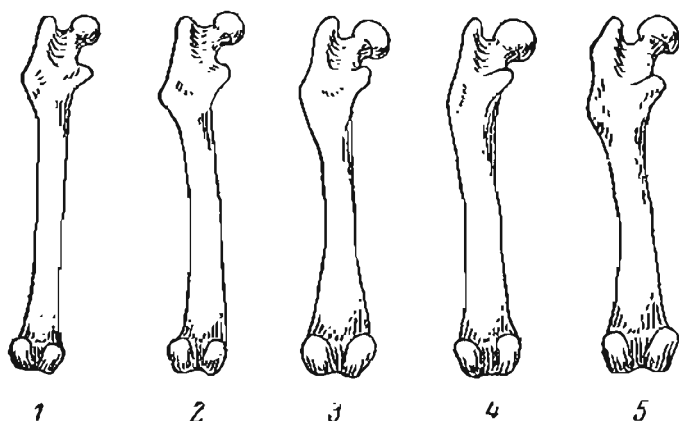


Рис. 9. Бедренная кость белых. Вид сзади.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

в этом суставе у древесных белых значительно увеличен по сравнению с таковым у наземных. При этом размах движения вокруг фронтальной и сагиттальной осей сустава у этих животных почти одинаков. Так, например, угол размаха сгибания и разгибания бедра у обыкновенной белки равен в среднем 165°, угол его отведения и приведения — 150°. Следует отметить, что движение бедра вперед в краниальном направ-

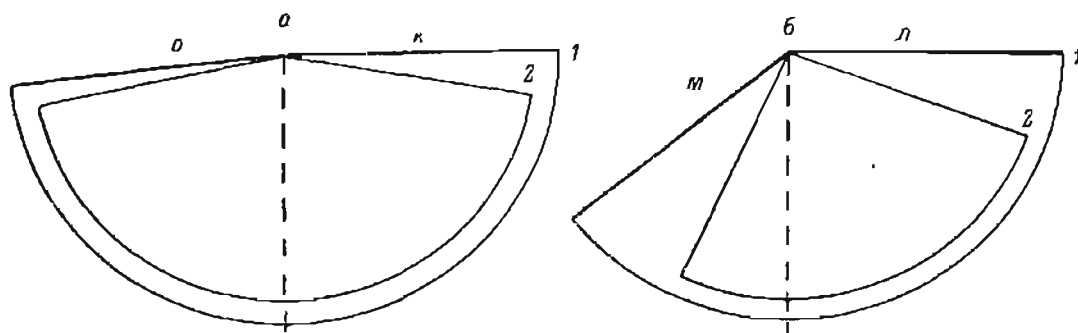


Рис. 10. Размах движения в тазобедренном суставе белых (схема).

Обозначения те же, что и на рис. 3.

лении имеет больший размах, чем в каудальном (90° против 75), движение в латеральном направлении превышает таковое в медиальном (90° против 50—60). Общий диапазон движения в тазобедренном суставе увеличивается у древесных белых также за счет удлинения бедра и конечности в целом (рис. 10).

**Род *Eutamias*.** Так же как и на других костях конечностей, в строении бедренной кости бурундука наблюдаются черты, сближающие его как с древесными белками, так и с сусликами. По относительным продольным размерам этой кости он ближе всех наземных белых к белкам.

Соотношением трансверсального и сагиттального диаметров эпифизов, относительными поперечными размерами верхнего эпифиза (19.8% длины

кости) и нижнего (17.7%), а также формой головки, величиной шейки и угла, образуемого ею с длинником кости (133—134°), бедро бурундука мало отличается от бедра белок (особенно кавказской). В то же время относительный поперечный диаметр средней части бедра бурундука близок к таковому у некоторых сусликов (8.21% длины кости). По форме, величине и расположению большого, малого и третьего бугров бедренная кость бурундука напоминает таковую сусликов.

**Род Citellus.** Поперечные размеры кости и их соотношения, форма и величина вертелов и мыщелков у разных видов сусликов различны. Наибольшим поперечником в средней части диафиза отличается бедренная кость реликтового, рыжевато- и желтого сусликов (9.2—9.5% длины кости). Сравнительно узка она у длиннохвостого суслика (8.4%), средней ширины у даурского, малого, крапчатого (8.6—8.9%). Относительный поперечный диаметр верхнего эпифиза femur варьирует в группе сусликов от 20.8 (у рыжевато-) до 22.7% (у длиннохвостого), нижнего эпифиза — от 18.5 (у малого и крапчатого) до 20.6% (у длиннохвостого). Шейка бедра у большинства сусликов короче, чем у сурков (особенно у *C. major* и *C. fulvus*). Ось ее составляет с продольной осью кости угол в 125.5—126.5°. Угол между осями шейки и головки у большинства видов этого рода равен 183—185°, таким образом, головка имеет некоторый наклон в сторону большого бугра. Своеобразны эти соотношения у длиннохвостого суслика. Угол между осями шейки и длинником кости у него мало отличается от такового у других видов сусликов (в среднем 126°), но наклон оси головки к оси шейки сходен с таковым у древесных беличьих (в среднем 179°). По сравнению с другими видами сусликов шейка бедра у длиннохвостого суслика несколько удлинена.

Вертлужная ямка сусликов полнее охватывает головку бедренной кости, чем у бурундука и древесных беличьих. Если у обыкновенной белки головка входит в вертлужную впадину примерно на 1/2 своей высоты, то у большинства сусликов — на 2/3—3/4.

Размах движения в тазобедренном суставе у сусликов заметно меньше, чем у древесных белок, при этом движения вокруг фронтальной оси (сгибание и разгибание) преобладают над движениями вокруг сагиттальной оси (приведение и отведение бедра). Так, у рыжевато-го суслика размах сгибательно-разгибательных движений составляет в среднем 150°, отведения и приведения 95° (25° внутрь, 70° наружу).

При рытье суслики, как и сурки, расставляют в стороны конечности для упора. Возможности отведения бедра, определяемые строением сустава, расширяются у них упомянутым выше наклоном осей шейки и головки бедра по отношению к его длиннику. Совокупность этих особенностей строения позволяет животным в течение длительного времени сохранять устойчивое положение тела при сильных роющих движениях передними конечностями.

Большой бугор бедренной кости у сусликов развит сильнее, чем у белок; малый бугор менее выдается медиально, но распространяется несколько дистальнее, чем у древесных беличьих (у обыкновенной белки он простирается менее чем на 25% длины кости, у сусликов — до 27%). Больше других выступов кости различаются форма и размеры третьего бугра. У большинства видов сусликов он имеет большую протяженность в дистальном направлении, чем у белок, доходя иногда почти до середины диафиза.

**Род Marmota.** Бедренная кость сурков выделяется среди наземных беличьих общей массивностью, и особенно большими поперечными размерами. Относительная ширина середины ее диафиза у тьяншанского сурка достигает 10.0% длины кости, у длиннохвостого — 9.95. Немного уже бедренная кость у камчатского сурка и тарбагана (9.3%). Поперечный диаметр верхнего эпифиза у большинства видов равен 24.1—24.4% длины

бедро, нижнего диафиза — 22.2—22.9%. У *M. camtschatica* более узкие верхний (23.0% длины кости) и нижний (20.9%) эпифизы бедренной кости.

У представителей данного рода угол между продольной осью шейки и длинником кости незначительно больше, чем у сусликов, головка имеет больший наклон в сторону большого бугра (угол между осями головки и шейки у тарбагана, например, составляет 199°). Степень вхождения головки бедра в вертлужную ямку у сурков примерно такая же, как и у сусликов. Шейка выражена хорошо. Мощно развиты большой и малый бугры. Малый бугор простирается дистальнее по диафизу, чем у сусликов (расстояние от проксимальной точки диафиза до нижней границы малого бугра равно 30—34% длины кости). Третий бугор, значительно выступая латерально, резко отделяется от большого бугра. По соотношению трансверсального и сагиттального диаметров диафиза, верхнего и нижнего эпифизов бедро сурков сходно с таковым у сусликов.

Диапазон движений в тазобедренном суставе у этих животных меньше, чем у сусликов. Так, у тарбагана размах сгибательно-разгибательных движений бедра равен в среднем 130°, отведения и приведения 80°.

### Большая и малая берцовые кости

Кости голени у наземных беличьих не только относительно короче, но и толще, чем у древесных. Поперечные размеры диафизов и эпифизов обеих костей увеличиваются от наименьших у *Eutamini*, средних у *Otospermophilini* до наибольших у *Citellini*, *Cynomiyini* и *Marmotini*. Дистальная часть *fibula*, за исключением эпифиза, прочно соединяется с *tibia*, несущей на каудо-латеральной поверхности специальный выступ. Указанный выступ отчетливее выдается у норно-роющих форм. Длина области слияния обеих костей у наземных беличьих больше, чем у древесных, и уменьшается последовательно от *Tamini* (около 20—25% длины большой берцовой кости), *Otospermophilini*, *Citellini*, *Marmotini* до *Cynomiyini* (около 12%). У древесных беличьих указанная область составляет около 20% длины *tibia*. В то же время у наземных беличьих проксимальный конец *fibula* имеет большую площадь соприкосновения с *tibia*, чем у древесных. Увеличение площади соединения проксимального конца малой берцовой кости с большой берцовой у наземных беличьих следует в том же порядке, что и уменьшение области их соединения на дистальном конце.

Большая берцовая кость у наземных беличьих отличается значительно более выраженным рельефом по сравнению с таковой у древесных беличьих. Гребень большой берцовой кости простирается у них значительно дистальнее, резче выступают медиальный (межкостный) и латеральный гребни, глубже подколенная вырезка, вогнутость же на латеральной поверхности выражена слабее. Поэтому на поперечном срезе средней части диафиза кость имеет форму треугольника, вершина которого образована гребнем большой берцовой кости. Аналогичный срез через диафиз большой берцовой кости древесных беличьих имеет округлую форму с некоторым преобладанием сагиттального диаметра.

В проксимальной части большой берцовой кости намечается изгиб (выпуклая передняя поверхность, вогнутая задняя), выступающий отчетливее у наземных беличьих.

Перечисленные особенности строения большой берцовой кости находятся во взаимосвязи с развитием *m. flexor digitorum longus* («extensor muscles of leg», по: Bryant, 1945), более сильным у норных форм. Дистальный конец большой берцовой кости шире, массивнее, с более ярко выраженным рельефом, сочленовная поверхность для соединения с дистальным концом малой берцовой кости короче и более выдается каудо-латерально,

медиальная лодыжка (*malleolus medialis*) длиннее у наземных белых, чем у древесных.

Малая берцовая кость у всех белых тонкая и почти прямая. Проксимальная ее часть, равная примерно  $\frac{2}{3}$  длины, сжата в передне-заднем направлении. Вогнутость на ее медиальной поверхности, заполненная *m. flexor fibularis*, слабее выражена у наземных форм. Исключение составляют *Ammospermophilus* и *Tamias*, у которых она глубокая, узкая, длинная и ограничена с медиальной и латеральной сторон острыми гребнями, как и у древесных белых. Дистальная треть кости более массивна, слегка сжата в латеро-медиальном направлении. *Fibula* имеет очень слабо выраженное возвышение в месте соединения с *tibia*, почти незаметное у древесных белых.

Белые, населяющие территорию СССР, характеризуются следующими различиями в строении костей голени (рис. 11).

**Род *Sciurus*.** Кости голени обыкновенной белки удлинены и имеют сравнительно небольшие поперечные размеры. Большая берцовая кость слабо изогнута, поперечный диаметр средней части диафиза составляет 4.7% длины кости — величина, наименьшая среди белых. Тело кости сжато с боков (его поперечный диаметр равен 89.3% передне-заднего диаметра). Малая берцовая кость тонка (относительная ширина ее составляет 1.6% ее длины), как и у других видов белых, не срастается в нижней части с большой берцовой костью.

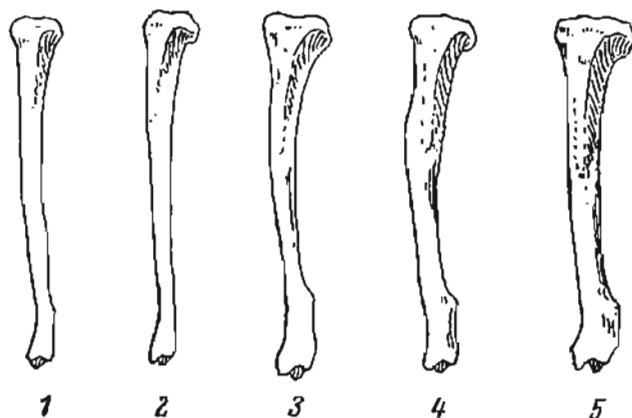


Рис. 11. Большая берцовая кость белых. Вид спереди.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

Кости голени кавказской белки по сравнению с обыкновенной короче и значительно массивнее. Поперечный диаметр середины диафиза большой берцовой кости составляет 6.01% ее длины, малой берцовой — 1.94%. Большая берцовая кость в средней части почти округла (поперечный диаметр ее составляет 97.2% передне-заднего диаметра), поперечный диаметр верхнего эпифиза шире сагиттального. В нижнем эпифизе наблюдаются обратные отношения: поперечный диаметр меньше сагиттального.

Как и другие суставы конечности, коленный сустав у древесных белок значительно подвижнее такового у наземных. Основное движение в этом суставе вокруг фронтальной оси — сгибание и разгибание. Размах его у обыкновенной белки равен  $130^\circ$ . Общий диапазон движения в коленном суставе также довольно большой, если учесть его увеличение за счет удлинения голени (рис. 12).

**Род *Eutamias*.** Кости голени у бурундука в большей степени, чем у других видов, близки к таковым у древесных белых. Их относительные поперечные размеры минимальны для наземных белых. Трансверсальный диаметр середины диафиза большой берцовой кости составляет у этого вида 5.31% ее общей длины, малой берцовой — 2.32. Величины поперечных диаметров верхнего и нижнего эпифизов костей голени у бурундука также мало отличаются от таковых у древесных белок, особенно кавказской. Отношение поперечного диаметра верхнего эпифиза *tibia* к ее длине равно у бурундука 15.9%, нижнего — 9.57%. Те же соотношения у белок имеют следующие величины: для верхнего эпифиза *tibia* у обыкновенной

белки 13.96, у кавказской — 16.86%, для нижнего эпифиза соответственно 8.66 и 9.14%.

Большая берцовая кость бурундука имеет очень короткий *crista tibiae* (расстояние от крайней проксимальной точки кости до вершины гребня равно примерно 31.0—31.5% длины кости), ее медиальный и латеральный гребни слабо выражены, подколенная вырезка очень неглубока, как и у древесных беличьих. Поэтому средняя часть диафиза большой берцовой кости у него также округлой формы (отношение трансверсального диаметра к сагиттальному равно 94.6%). Как и у древесных беличьих, у бурундука довольно велика протяженность соединения дистальных частей *tibia* и *fibula* и мала площадь их сочленения на проксимальном конце. В отличие от древесных беличьих большая берцовая кость бурундука больше изогнута в проксимальной части. О сходстве в строении малой берцовой кости

бурундука и древесных беличьих уже упоминалось выше.

**Род *Citellus*.** Кости голени у сусликов в отличие от таковых у бурундука характеризуются чертами, типичными для наземных беличьих. Однако выражены они неодинаково у разных видов.

Как уже указывалось, относительные поперечные размеры большой берцовой и малой берцовой костей у сусликов больше, чем у бурундуков и древесных беличьих. Среди сусликов сравнительно узкой в средней части большой берцовой костью отличаются реликтовый и длиннохвостый. По-

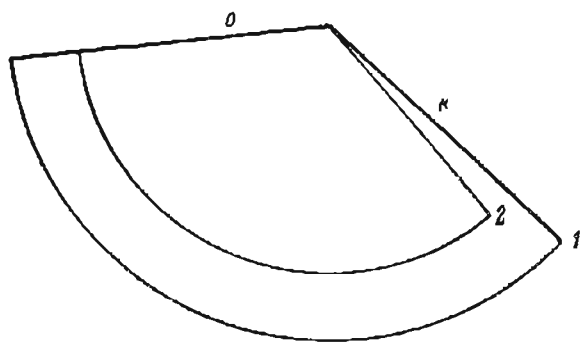


Рис. 12. Размах движения в коленном суставе беличьих (схема).

Обозначения те же, что и на рис. 3.

перечный диаметр *tibia* относительно длины кости у этих видов составляет 5.80%. Наибольший относительный поперечник этой кости у рыжеватого (6.64%) и желтого (6.94%), средний — у даурского (6.23%), малого (6.30%), крапчатого (6.35%). Величина относительного поперечного диаметра верхнего эпифиза *tibia* варьирует в пределах описываемого рода от 17.9 (крапчатый суслик) до 21.2% (желтый суслик), нижнего — соответственно от 11.2 до 12.3%. Что же касается поперечных размеров малой берцовой кости, то они относительно небольшие у реликтового (2.38% длины кости), средние у малого (2.60%), рыжеватого (2.76%), крапчатого и длиннохвостого сусликов (3.2%). У сусликов лучше, чем у других наземных беличьих, выражен изгиб проксимальной части *tibia*. В отличие от бурундуков и древесных беличьих у них хорошо развиты медиальный и латеральный гребни, подколенная вырезка; гребень большой берцовой кости составляет 35—43% длины кости (у желтого и рыжеватого сусликов он оканчивается более проксимально, чем у других видов). Выступ на дистальном конце *tibia* в месте соединения с малой берцовой костью меньшей протяженности, чем у бурундука, но довольно мощный, как и суставная площадка на дистальном конце.

Подвижность в коленном суставе у сусликов мало отличается от таковой у древеснолазающих беличьих. У рыжеватого суслика, например, размах сгибания и разгибания в этом суставе равен в среднем 125° (рис. 12).

**Род *Marmota*.** У сурков поперечные размеры костей голени, особенно большой берцовой кости, больше, чем у сусликов, эпифизы их значительно расширены. Относительная ширина средней части диафиза *tibia* у тарбагана и длиннохвостого сурка составляет 6.8% ее длины, у камчатского — 7.0 и тьяньшанского — 7.46%. Относительные поперечные размеры верх-

него эпифиза большой берцовой кости изменяются в пределах рода *Marmota* от 20.9 (у камчатского сурка) до 22.9% (у тарбагана). Относительная ширина середины диафиза *fibula* имеет следующие величины: 2.78% у длиннохвостого сурка, 2.85—2.90 у тьяньшанского и тарбагана, 3.45% у камчатского сурка. Рельеф большой берцовой кости у сурков резче выражен, подколенная вырезка глубже, протяженность *crista tibiae* больше, чем у сусликов (41—44% длины кости).

### Стопа

Стопа наземных беличьих характеризуется аналогичными с кистью размерными соотношениями: наряду с относительным укорочением наблюдается и расширение ее по сравнению с таковой у древесных беличьих. Исключение составляет бурундук, обладающий более узкой стопой, чем древесные формы (обыкновенная и кавказская белки). Отношение ширины стопы к ее длине на уровне проксимальных концов метатарзалий составляет у него 13.1%, у белок же эта величина равна 14.35 и 14.75%. Значительно шире, чем у древесных белок, стопа у сусликов. Более узка она у крапчатого (16.6%), средней ширины у реликтового, длиннохвостого и малого (17.0—17.1%), наиболее широка у рыжеватого (18.58%) и желтого (21.0%). Для сурков характерно наличие широкой стопы. Отношение ширины стопы к ее длине равно 19.67% у тьяньшанского сурка, 20.12 у длиннохвостого, 23.30 у камчатского и 22.25% у тарбагана. Показательны также соотношения между продольными размерами отдельных частей стопы — плюсны, предплюсны и фалангами пальцев. У наземных беличьих укорочены и утолщены фаланги пальцев и метакарпалии по сравнению с таковыми у древесных. У бурундуков метакарпалии почти такой же длины и несколько меньшей толщины, чем у древесных беличьих. Они относительно длиннее и массивнее у *Otospermophili* и наиболее коротки и массивны у *Cynomys*, *Citelli* и *Marmoti*.

Вместе с тем у наземных беличьих увеличиваются размеры тарзалий в основном за счет усиления пяточной и таранной костей. Массивные кости предплюсны образуют более прочную опору для мощных костей голени роющих форм и наряду с этим увеличивают плечо рычага силы в средней части таранной кости до каудального конца пяточной кости. Это создает лучшие условия для проявления силы мышц, крепящихся здесь (*m. triseps surae*) и играющих большую роль при упоре и фиксации тела в процессе рытья, а также отбрасывания вырытой земли задними лапами.

Для представителей наземных беличьих нашей фауны характерны следующие соотношения продольных отделов стопы (рис. 13).

Суммарная относительная длина предплюсневых костей у бурундуков составляет в среднем 25.0% длины стопы, у сусликов — 29.2—29.6 (у реликтового, длиннохвостого, даурского, крапчатого, малого) и 30.3—30.7 (у рыжеватого и желтого), у сурков — от 29.7 у тьяньшанского, 31.3—32.3 у длиннохвостого и камчатского, до 33.1% у тарбагана. Для сравнения укажем, что у древесных беличьих упомянутое соотношение составляет 23.8% у обыкновенной белки, 25.2% — у персидской. У тонкопалого суслика относительная длина тарзальных костей приближается к таковой у представителей р. *Citellus* — 27.4%.

Относительная длина костей плюсны у бурундуков составляет 39.4% общей длины стопы, у сусликов — от 32.2—32.5 (*C. relictus* и *C. fulvus*), 33.2—33.7 (*C. major* и *C. dauricus*) до 34.4—34.6 (*C. undulatus*, *C. pygmaeus*, *C. suslicus*), у сурков — от 30.2—30.6 (*M. baibacina*, *M. caudata*, *M. sibirica*) до 31.1% у *M. camtschatica*. Эти же соотношения у древесных беличьих таковы: 39.1% у обыкновенной белки, 36.3% у персидской. У тонкопалого суслика относительная длина костей плюсны равна 31.1%.

Что же касается свободной части стопы — пальцев, то суммарная длина фаланг III пальца как самого длинного у наземных беличьих изменяется в меньшей степени, чем относительная длина плюсны и предплюсны. У бурундуков эта величина составляет 35.6% длины стопы, у большинства

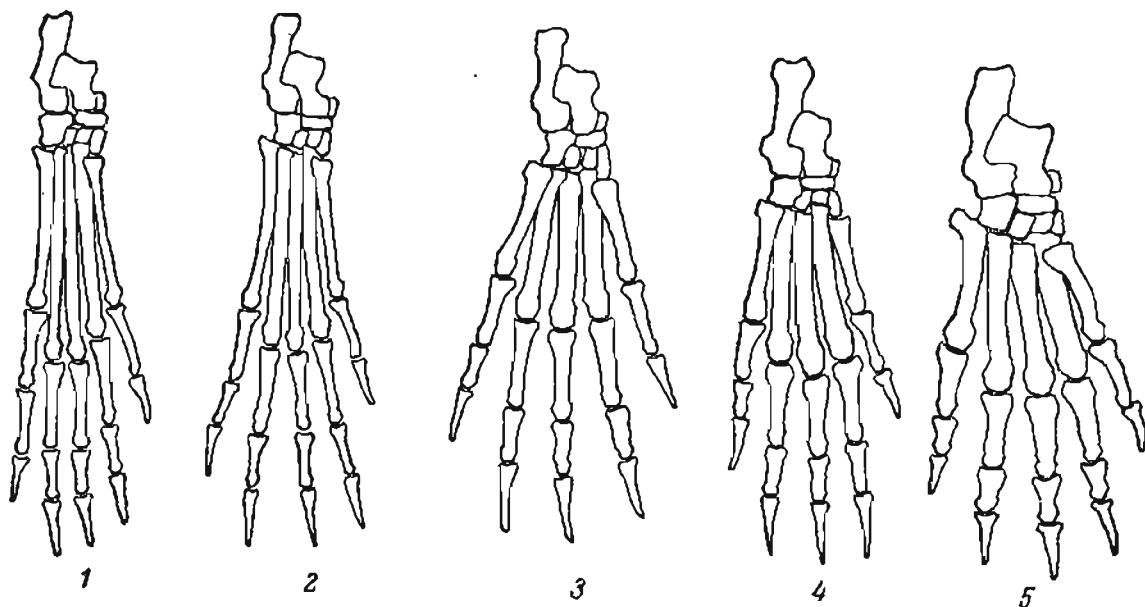


Рис. 13. Стопа беличьих.

Обозначения те же, что и на рис. 6.

сусликов — 36.0—36.8 (38.6% — у реликтового), у сурков — от 36.3—36.6 (у камчатского и тарбагана), 38.3 у длиннохвостого до 40.1% у тьяньшанского. У древесных беличьих относительная суммарная длина фаланг самого длинного IV пальца равна 37.1% у обыкновенной белки, 38.5% —

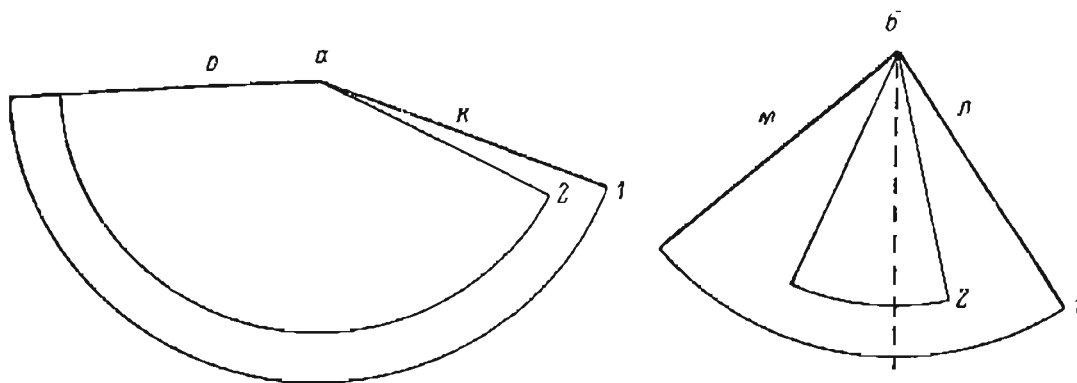


Рис. 14. Размах движения в голеностопном суставе беличьих.

Обозначения те же, что и на рис. 3.

у персидской. Тонкопалому суслику свойственны, как и для кисти, очень длинные пальцы стопы (41.5% длины стопы).

Соотношение длин пальцев стопы и метатарзалий несколько отличается от аналогичных размеров на передней конечности. У древесных беличьих и бурундуков расположение метатарзалий в порядке возрастания длины лучей таково: I—V—III—II—IV. В отличие от них метатарзалии наземных беличьих по этому признаку располагаются иначе, но не так единообразно для всей группы, как метакарпalii: у представителей родов *Citellus*, *Ictidomys*, *Cynomys* и у видов родов *Otospermophilus*, *Ammospermo-*

*philus*, *Callospermophilus* — I—V—II—IV—III, у видов р. *Xerophilus* — I—V—IV—II—III.

У беличьих на задней конечности хорошо развиты все пять пальцев, и расположение их длин в основном соответствует таковому на кисти: для древесных беличьих они увеличиваются от I к V—II—IV—III, для наземных либо от I к V—II—III—IV (у реликтового и длиннохвостого сусликов), либо от I к V—II—IV—III (у остальных видов сусликов и сурков). У бурундука в отличие от других наземных беличьих III и IV пальцы равны и длиннее остальных, немного короче II палец, затем V и I.

Подвижность голеностопного сустава при сгибательно-разгибательных движениях наземных и древесных беличьих одинакова — 150—155° (рис. 14). Подвижность же его вокруг сагиттальной оси тела (отведение и приведение) заметно различна у тех и других. Так, например, у обыкновенной белки размах движения в этом случае равен 80°, у рыжеватого суслика — 35°. При этом отведение стопы наружу у обоих видов выражено сильнее, чем приведение внутрь (50° против 30 у белки, 25° против 10 у суслика). Очевидно, увеличение подвижности стопы древесных беличьих играет существенную роль при лазании, при опоре на расположенные в разных плоскостях поверхности, при обхватывающих движениях.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ныне живущие беличьи представлены подсемействами *Sciurinae* и *Xerinae* — древесные беличьи и *Marmotinae* — наземные. Первые тесно связаны с лесным ландшафтом и ведут древеснолазающий образ жизни, вторые включают, с одной стороны, формы, близкие к лазающим представителям древесных беличьих (бурундуки), с другой стороны, относительно специализированных норников (суслики, луговые собачки, сурки), населяющих преимущественно открытые ландшафты гор и равнины умеренного пояса (Громов и др., 1965).

Предпринятое нами исследование показало, что особенности строения скелета конечностей беличьих ясно отражают приспособление животных к свойственному им образу жизни и характеру локомоции.

Укорочение конечностей, уменьшение разницы в длине между ними, удлинение проксимальных отделов и укорочение средних и дистальных для наземных беличьих — существенное приспособление к жизни в узких норах и рытью. Длина конечностей как передних, так и задних, в пределах семейства убывает от *Sciurinae* к *Tamini*—*Otospermophilini*—*Citellini*. Лишь у *Cynomysini* и *Marmotini* относительная длина конечностей несколько больше, чем у *Citellini*. В то же время удлинение конечностей, значительное преобладание длины задних, удлинение средних и, особенно, дистальных их отделов позволило живущим среди древесно-кустарниковой растительности древесным белкам увеличить размах движений, скорость их и дальность перемещения в пространстве.

Не менее ярко выступают приспособительные особенности в строении отдельных костей посткраниального скелета. Мы проследим их на представителях древесных и наземных беличьих фауны СССР.

Обыкновенная белка теснейшим образом связана с лесом. Здесь она находит корм, убежище (дупла или построенные ею из веточек и устланные пухом гнезда-гайны), проводит большую часть времени, иногда спускаясь на землю. Поэтому наиболее ярко характеризуют локомоторику белки ее движения по стволам и ветвям деревьев. Движения эти отличаются быстротой, ловкостью и чрезвычайным разнообразием. Здесь и прыжки, и балансирование на тонких веточках, и повисание спиной вниз на четырех конечностях и вниз головой — на задних, подтягивание туловища вверх из положения висения и планирующий полет-прыжок с одного



дерева на другое. Дальность полета с одних качающихся ветвей на другие достигает 2—3 м. При спуске с дерева в снег длина прыжка увеличивается до 15 м (Отнев, 1940).

Наличие задних конечностей, значительно превышающих по длине передние, позволяет белке передвигаться быстрыми и сильными прыжками. Размах движений увеличивается за счет большой подвижности суставов, удлинения конечностей в целом и их отделов. Кости конечностей обыкновенной белки относительно тонки, облегчены, с довольно слабым развитием костного рельефа. Крепление мышц ближе к центрам суставов дает преимущественный выигрыш в скорости их сокращения и также позволяет увеличивать размах движений.

Несмотря на большое сходство между обоими видами белок, кавказская белка отличается от обыкновенной меньшей относительной длиной конечностей, иными соотношениями длин их отделов, большей массивностью, шириной в поперечнике, большим развитием бугров и гребней отдельных костей. Возможно, это объясняется тем, что кавказская белка значительную часть своей жизни связана с почвой (больше, чем обыкновенная): помимо использования дупел, гнезда часто располагает в корнях деревьев, здесь же устраивает кладовые, часть корма собирает на земле и роясь в лесной подстилке (Строганова, 1958).

Азиатский бурундук, представитель подсем. наземных беличьих, населяет обычно темнохвойные лиственничные леса. Основу его питания составляют семена деревьев, кустарников и травянистых растений. Этот подвижный зверек с одинаковой ловкостью и быстротой передвигается как по земле, так и по стволам и ветвям деревьев. В земле, чаще у основания пней и деревьев, он роет норы довольно сложного строения, которые служат ему как для жилья, так и для хранения запасов.

Бурундук, ведущий полудревесный образ жизни и проявляющий в то же время довольно интенсивную роющую деятельность, сочетает в строении костей признаки, сближающие его как с древесными, так и с роющими видами беличьих. По длине конечностей бурундук занимает промежуточное положение между белками и сусликами. Соотношения продольных размеров сегментов конечностей у него своеобразны и отличаются от таковых у всех других беличьих. У бурундука, подобно белкам, значительна разница в длине передней и задней конечности. Локтевой отросток у него, как и у белок, небольшой, в то же время поперечники костей сравнительно велики, отношения же между сагиттальными и трансверсальными диаметрами как диафиза, так и эпифизов близки к таковым у сусликов. В деталях строения отдельных костей конечностей (например, бедренной) также имеются общие черты. Можно предполагать, что исходной формой в эволюции беличьих, давшей затем две ветви — древесные и наземные, были грызуны, в своей организации и образе жизни имевшие сходство с современным бурундуком.

Суслики в отличие от белок и бурундуков — в основном жители открытых степных и полупустынных пространств, в жизни которых рытье играет очень большую роль. Однако они проводят значительную часть времени на поверхности земли, находя здесь корм. Поэтому приспособления к рытью выражены у них не так резко и в иной форме, чем у землероев, живущих в основном под землей и находящихся там пищу (слепыш, цокор, слепушонка и др.).

При рытье суслики упираются широко отведенными в стороны задними конечностями в грунт, передними разрыхляют его и подгребают под брюхо, затем отбрасывают задними лапами. Когда ход достаточно углубляется, поворачиваются в нем и выталкивают землю головой. Рытье требует большой затраты мускульной энергии, зачастую ведется в очень твердом глинистом и каменистом грунте, причем длина хода достигает 1.5—2.0 м

(у длиннохвостого суслика в песчаном и глинистом грунте длина хода достигает 12—15 м). Помимо зимовочных глубоких нор, роются многочисленные временные «кормовые» норы, а также производится очень большое количество копок при отыскивании и извлечении подземных частей растений.

Приспособление к рытью находит выражение в укорочении конечностей в целом, особенно дистальных отделов, и одновременном их расширении, в увеличении поперечных размеров костей, и в первую очередь дистальных эпифизов, в сильно выраженном костном рельефе, в большой протяженности костных гребней и увеличении длины локтевого отростка; в укреплении мышц дальше от центра суставов, что создает лучшие условия для проявления силы мышц. В то же время роющая деятельность и передвижение в узких норах требует достаточной (хотя и меньшей, чем у древесных белых) подвижности суставов, особенно плечевого в сагиттальной плоскости тела. Хотя раскапывание грунта сусликами осуществляется в основном передними лапами, строение их кисти существенно не изменилось, при этом сохранилась способность к разнообразным движениям, свойственным нероющим грызунам.

По особенностям строения скелета поясов и свободных конечностей группа сусликов неоднородна.

Наличие сравнительно длинных конечностей, небольшие различия в величине продольных размеров их сегментов и более резкая разница в длине передней и задней конечностей отличают *C. relictus* и *C. undulatus*. Можно думать, что сохранение этих признаков, свойственных предковым полудревесным формам, оказалось благоприятным в условиях открытого ландшафта, позволяя этим животным (как и *Sp. leptodactylus*) быстро передвигаться и по ровной степной, и по пересеченной гористой поверхности. Эти же особенности, по-видимому, определяют способность реликтового суслика влезать на крутые склоны скал и даже на кусты караганы (Ралль, 1943, цит. по: Огнев, 1947). Чрезвычайное разнообразие поз этого суслика очень образно описано К. Плятер-Плохоцким (1934). Бег этих животных, в особенности *C. undulatus*, у которого более длинные дистальные сегменты конечностей, напоминает бег белки (Огнев, 1947; Строганова и Чжу-Динь, 1961). Перечисленными признаками в основном ограничивается сходство в скелетной системе конечностей *C. relictus* и *C. undulatus*. Поперечные размеры диафизов и нижних эпифизов большинства костей конечностей у *C. undulatus* меньше, а верхних эпифизов — больше, чем у *C. relictus*.

Три других вида сусликов сходны между собой более короткими конечностями, близкими соотношениями их проксимальных и средних сегментов и меньшей разницей в длине передней и задней конечностей. Указанные признаки определяют иной тип передвижения этих сусликов, которые бегут, как бы прижавшись к земле и быстро перебирая лапками. Можно лишь указать, что поперечные размеры костей у этих видов сусликов различны. У *C. major* по сравнению с *C. dauricus* и *C. pygmaeus* кости плеча и предплечья уже, плечевая кость менее сжата латеро-медиально, лучевая округла в сечении. Кости бедра и голени у рыжеватого суслика, наоборот, более массивны и шире в поперечнике, чем у других видов, бедренная кость больше сжата в передне-заднем направлении, большая берцовая более округла.

У сурков в строении конечностей, как и в образе жизни, наблюдается много общего с сусликами. Так же как и суслики, сурки — наземные животные, обитатели по преимуществу открытых пространств, прекрасные землерои. Их зимовочные норы достигают длины 12.0—13.0 м при глубине 1.5 м, летние немного короче. Кроме того, сурки роют многочисленные кормовые норы длиной 1.5—2.0 м, глубиной не более 0.5 м. Строение нор

сложно и разнообразно, число выходов — от трех до семи. При рытье сурки выбрасывают большое количество земли на поверхность и холмик земли у норы растет год от года. Средний диаметр такого «бута» тарбагана равен 1.5—2.0 м при высоте 1 м (Некипелов, 1950). Однако увеличение холмика идет медленно, так как животные часть выкопанной земли употребляют на забивание старых отнорков (по данным Даля, 1931 и Летова, 1943,<sup>1</sup> у тарбагана холмик увеличивается на 0.1—0.2 м<sup>3</sup> в год). Грунт в большинстве мест обитания сурков очень плотный, поэтому рытье требует значительной мышечной силы. По-видимому, роющая деятельность у сурков более интенсивна, чем у сусликов.

Ряд признаков в строении костей конечностей свидетельствует о том, что приспособления к рытью выражены у сурков в большей степени, чем у сусликов: у сурков меньше разница между длиной конечностей, кисть шире, отдельные кости конечностей значительно массивнее, больше в поперечнике, выступы, гребни и бугристости выражены рельефнее, мощнее развит локтевой отросток. Соотношения продольных размеров конечностей в общем сходны с таковыми у большинства сусликов, но в отличие от них у сурков больше относительная длина конечностей, особенно передних.

В ряде руководств по определению грызунов (Виноградов и Аргиропуло, 1941; Виноградов и Громов, 1952) указывается, что сурки отличаются от сусликов более короткими конечностями, что не соответствует нашим данным. Бег сурков — неуклюжий галоп, как правило, далеко от нор они не отходят, однако для некоторых видов отмечаются передвижения на значительные расстояния (*M. sibirica*, например, передвигаются на 3—5 км от границы территории, где жили раньше, см.: Некипелов, 1950).

Особое положение среди изученных животных занимает тонкопалый суслик. Наличием большой разницы в длине передней и задней конечностей и соотношениями их сегментов — удлинением средних и дистальных — этот вид напоминает белок. Однако большая, чем у белок, массивность костей, значительная ширина их эпифизов, мощное развитие бугров и гребней, локтевого отростка свидетельствуют в то же время о приспособлении этого грызуна к интенсивной роющей деятельности. Одним из приспособительных признаков к рытью рыхлого песчаного грунта является у него также наличие чрезвычайно длинных кисти и стопы и прямых когтей.

Вышеизложенные материалы в значительной мере отражают историю сем. беличьих, позволяя выявить тенденции в изменении конечностей у представителей этой группы от полудревесных и древеснолазающих форм до норных.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Виноградов Б. С. и А. И. Аргиропуло. 1941. Определитель грызунов. Фауна СССР. Млекопитающие, нов. сер., 29 : 1—241.
- Виноградов Б. С. и И. М. Громов. 1952. Грызуны фауны СССР. Определители по фауне СССР, изд. Зоол. инст. АН СССР, 48. Изд. АН СССР, М.—Л. : 1—296.
- Громов И. М., Д. И. Бибилов, Н. И. Калабухов, М. Н. Мейер. 1965. Наземные белгчьи (*Marmotinae*). Фауна СССР. Млекопитающие, нов. сер., 92, III, 2 : 1—466.
- Зацепина Р. А. 1955. Очерки по экологической остеологии грызунов в Татарской АССР. Уч. зап. Казанск. гос. ун-ва, им. В. И. Ульянова-Ленина, 115, 8 : 241—247.
- Некипелов Н. В. 1950. Очерк биологии тарбагана. Изв. Иркутск. гос. п.-иссл. противочумн. инст. Сибири и Дальн. Вост., VIII : 27—45.
- Огнев С. И. 1940. Семейство *Sciuridae*. Белкообразные. В кн.: Звери СССР и прилежащих стран, IV. Изд. АН СССР, М.—Л. : 325—493.

<sup>1</sup> Цит. по: Огнев, 1947.

- Огнев С. И. 1947. Отряд пятый. *Glires* Linnaeus (*Rodentia* Vicq. d'Azyg.). Грызуны. Роды *Citellus* и *Marmota*. В кн.: Звери СССР и прилежащих стран, V. Изд. АН СССР, М.—Л.: 1—329.
- Плятер-Плохотский К. 1934. Материалы к монографии по *Citellus evermanni jacutensis* на Дальнем Востоке. Вестн. Дальневост. фил. АН СССР, 10: 103—118.
- Самсонов Б. П. 1953. Типы строения костно-мышечной системы грызунов в связи с их различной функциональной деятельностью. Автореф. канд. дисс. М.
- Строганова Л. С. 1958. Очерки экологии кавказской белки *Sciurus (Tenes) anomalus* Güld. Тр. ЗИН АН СССР, 25: 304—320.
- Строганова Л. С. и Джу-Динь. 1961. Систематическое положение реликтового суслика и материалы по его экологии в горах Куулук-Тау (северовост. часть Центр. Тянь-Шаня). Тр. ЗИН АН СССР, 29: 81—100.
- Bryant M. D. 1945. Phylogeny of nearctic *Sciuridae*. Amer. Midland Naturalist, 33, 2: 257—390.
- Dobrotruka L. J. 1960. Nektere anatomicke rozdily na koncetinach veverky (*Sciurus vulgaris* L.) a sysla (*Citellus citellus* L.), spusobene vlivem rozdilnych Zivotnich podminek. Vestn. Ceskosl. spol. zool., 24, 2: 97—104.
- Duerst J. U. 1938. Vergleichende Untersuchungsmethoden am Skelett bei Säugern. Handb. biol. Arbeitsmethoden, 7, 1: 125—530.
-

Г. С. Катинас, Н. А. Бодрова, Т. А. Скворцова  
и Е. С. Яковлева

## ФУНКЦИОНАЛЬНО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ МУСКУЛАТУРЫ ГРУДНОЙ КОНЕЧНОСТИ НЕКОТОРЫХ БЕЛИЧЬИХ

В задачу настоящей работы входило проследить пути преобразования мускулатуры грудной конечности в пределах одного семейства, среди представителей которого встречаются формы, обладающие различным типом движения, на конкретных примерах попытаться понять и вскрыть некоторые факторы функционального характера, которые могли влиять на изменение аппарата движения в филогенезе данной группы. В качестве объектов исследования были выбраны беличьи, адаптивная радиация которых проходила в различных направлениях.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

К изучению мускулатуры мы подходили с двух точек зрения, что в сочетании дает полное представление о структуре аппарата движения.

Прежде всего мышцы изучались как активная часть аппарата движения в целом. При этом обращалось внимание на топографию мускулов, их отношение к костям скелета и выяснялись биомеханические условия деятельности мышц.

Значительную помощь в подобном анализе оказывает киносъемка. Обработка кинограмм, снятых А. С. Соколовым, производилась по графикам, отражающим изменение взаимного положения соседних сегментов конечности во времени. По ним было нетрудно найти изменение угла за единицу времени, т. е. угловую скорость, а затем и угловое ускорение. По соотношению графиков положения сегментов и ускорения можно судить о характере работы мускулатуры в соответствующую фазу движения. Если направление движения и ускорения совпадают, это говорит о преодолевающей, если же они противоположны, — об уступающей работе мышц. Особенно наглядное представление создается, если кривую ускорений нанести на кривую положений, приняв последнюю за линию отсчета. Топография исследуемой области уяснялась после фиксации препаратов в 10%-м растворе формалина методом обычного анатомического препарирования.

Другой подход к изучению строения мышц состоит в том, что они рассматриваются как отдельные органы, законы конструкции которых определяются их функцией именно как данных отдельных органов. С этой точки зрения представляется необходимым измерять размеры мускулов и составляющих их частей, угол перистости, протяженность опорных образований и т. п. Кроме абсолютного веса отдельных мускулов, учитывался и их относительный вес, т. е. отношение веса данной мышцы к весу тела или к весу той или иной функциональной мускульной группы, что позволило сравнивать мышцы у организмов разной величины.

Определение поперечника мышц наиболее целесообразно производить путем расчета. Анатомический поперечник (АП), характеризующий среднюю толщину мускула, может быть установлен делением объема брюшка  $V$  на его длину  $L$ . Физиологический поперечник (ФП) устанавливается делением объема брюшка  $V$  на среднюю длину мышечных пучков  $\bar{l}$ .

Детально внутренняя структура мышц с определением  $\bar{l}$ ,  $\bar{l}_{дл}$ , ФП и среднего угла перистости  $\alpha$  была исследована не у всех мускулов, а лишь у тех, у которых достаточно четко выявились межвидовые различия относительного веса.

Измерения позволили в каждом случае сопоставить показатели силы и амплитуды сокращения. Если приравнять величину, эквивалентную работе ( $A$ ), к единице, по соотношению  $l_{дл}$  и  $P$  можно судить о том, каким образом достигается общий эффект сокращения, за счет преимущественного перемещения мест прикрепления мускула при относительно небольшом усилии или же за счет значительного усилия, но при меньшем перемещении точек приложения силы. Координаты точек, характеризующих исследованные мышцы у разных животных, определяются выражениями  $\frac{l_{дл}}{\sqrt{A}}$  и  $\frac{P}{\sqrt{A}}$ ,

которые и могут быть названы соответственно показателями амплитуды и силы. В первом случае точка будет располагаться левее и выше, во втором — правее и ниже по гиперболической кривой.

В литературе в качестве показателя силы передно применяется так называемый коэффициент статичности, равный отношению  $\Phi\Pi$  и  $A\Pi$ . Мы не стали его использовать по следующим соображениям. Предположим, что имеются четыре мышцы с параллельными пучками, т. е. такие, у которых  $\Phi\Pi$  заведомо равен  $A\Pi$ , а коэффициент статичности — единице. Если ограничиться приведенными показателями, то можно думать, что относительная сила этих мышц одинакова. Предположим, однако, что эти мышцы имеют  $\Phi\Pi_1 = \Phi\Pi_2 = a$ ,  $\Phi\Pi_3 = \Phi\Pi_4 = 2a$ ,  $al_1 = l_3 = b$ ,  $l_2 = 2b$ ,  $l_4 = 3b$ . Их объемы соответственно  $V_1 = ab$ ,  $V_2 = V_3 = 2ab$ ,  $V_4 = 6ab$ . Это значит, что первая мышца способна развить небольшую силу и переместить груз на небольшое расстояние. Вторая обладает такой же силой, но способна к перемещению груза на большее расстояние. Третья имеет большую силу, но перемещает груз на незначительное расстояние, а четвертая способна и переместить груз на большое расстояние, и развить при этом большую силу. По классификация, принятой школой А. Ф. Кляшова, все эти мышцы следует отнести к динамическому типу; эта классификация не позволяет выявить различий между ними.

Вычислим показатели силы и амплитуды для этих мышц, приравняв их объем к единице:

Мышцы	$\frac{P}{\sqrt{V}}$	$\frac{l}{\sqrt{V}}$	$\frac{l}{P} = \operatorname{tg} \beta$
1	$1 \sqrt{\frac{a}{b}}$	$1 \sqrt{\frac{b}{a}}$	1
2	$0.7 \sqrt{\frac{a}{b}}$	$1.4 \sqrt{\frac{b}{a}}$	2
3	$1.4 \sqrt{\frac{a}{b}}$	$0.7 \sqrt{\frac{b}{a}}$	0.5
4	$0.8 \sqrt{\frac{a}{b}}$	$1.2 \sqrt{\frac{b}{a}}$	1.5

Различия видны сразу, причем каждая мышца получает характеристику сразу по двум параметрам. Частное этих показателей определяет  $\beta$  — угол наклона прямой, соединяющей центр координат с точкой, характеризующей мышцу, оно численно равно  $\operatorname{tg} \beta$ ;  $\operatorname{tg} \beta$  может определяться и непосредственно как  $\frac{l}{P}$ .

В настоящей работе изучены адаптации в строении мышц грудной конечности 10 видов сем. белых СССР. Все животные, взятые для обработки, были выловлены непосредственно в местах обитания. Во всех случаях это были половозрелые особи. Приводим краткие сведения о видах и месте отлова животных:

Вид	Место отлова	Число экз.
1 Белка обыкновенная, <i>Sciurus (Sciurus) vulgaris</i> L.	Красноярский край, Восточные Саяны, бассейн р. Малой Белой; Ленинградская обл.	10
2 Белка кавказская, <i>Sc. (Tenes) persicus (anomalous)</i> Gmel.	Армянская ССР, окр. г. Дилижан	3
3 Суслик тонкопалый, <i>Spermophilus leptodactylus</i> Licht.	Туркменская ССР, Марыйский р-н	3
4 Бурундук, <i>Tamias (Eutamias) sibiricus</i> Laxm.	Красноярский край, Иланский р-н	9
5 Суслик длиннохвостый, <i>Citellus (Urocitellus) undulatus</i> Pall.	Иркутская обл., Иркутский р-н	12
6 Суслик даурский, <i>C. (Citellus) dauricus</i> Brandt	Читинская обл., Борзинский р-н	13
7 Суслик малый, <i>C. (aff. Colobotis) pygmaeus</i> Pall.	Уральская обл., Приуральский р-н	10

8	Суслик рыжеватый (большой), <i>C. (Colobotis) major</i> Pall.	Уральская обл., Приураль- ский р-н	9
9	Тарбаган, <i>Marmota sibirica</i> Radde	Читинская обл., Борзин- ский р-н	14
10	Сурок длиннохвостый, <i>M. caudata</i> Geoff.	Таджикская ССР, Восточный Пшарт	9

В дальнейшем изложении такой же порядок следования видов будет соблюдаться во всех рисунках и таблицах. Кроме перечисленных, были отловлены и доставлены живыми в Ленинград сурки *Marmota caudata* и *M. baibacina*, суслики *Citellus pygmaeus* и *C. erythrogenys*, *Sciurus vulgaris* и длиннохвостые суслики *Spermophilopsis leptodactylus* для киностемки их движений.

#### ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ИССЛЕДОВАННЫХ ВИДОВ И РАБОТА МЫШЦ ГРУДНОЙ КОНЕЧНОСТИ ПРИ ОСНОВНЫХ ДВИГАТЕЛЬНЫХ АКТАХ

Прежде чем переходить к изложению анатомических данных, необходимо дать краткие сведения о среде обитания и характере локомоции исследованных видов. Приводим их без ссылок на литературу, так как значительная часть ее указана в монографии И. М. Громова и др. (1965).

Обыкновенная белка *Sciurus vulgaris* способна превосходно лазать по стволам и ветвям и совершать прыжки с одной ветки на другую на расстоянии до 15 м. На деревьях же белка устраивает и свое жилище, сплетенное из веток. Суточная активность белки очень велика, но точных сведений в литературе о расстоянии, которое она проделывает ежедневно, добывая пищу, найти не удалось. Известно лишь, что площадь кормового участка одной белки, на котором она проводит все светлое время суток в активном движении, может достигать 100 га.

Кавказская белка *Sc. persicus* по образу жизни во многом сходна с обыкновенной белкой, но в отличие от нее значительную часть времени проводит на земле, передвигаясь скорее шагами, чем прыжками. Она больше лазает, чем прыгает по ветвям. Гнезда она не сплетает из веток, как обыкновенная белка, а устраивает в дуплах и нередко даже на земле, в пустотах корней и между камнями. Радиус ежедневных пищевых перемещений достигает нескольких сот метров.

Тонкопалый суслик *Spermophilopsis leptodactylus* населяет закрепленные и полужакрепленные пески пустынь. Он выкапывает корневища с глубины до 10—15 см, отбрасывая песок передними лапами. Тонкопалый суслик обитает в норах, которые отрывает в песке до глубины 1.5—3.0 м, т. е. до уровня, на котором песок становится слегка влажным. Длина ходов иногда достигает 6 м. Ход может ветвиться, в конце находятся 1—2-гнездовые камеры с очень постоянным микроклиматом. В случае опасности тонкопалый суслик может зарыться в песок в любой момент. Даже травмированный суслик, отягощенный веригами (иначе уследить за ним невозможно), зарывался в песок со скоростью 1 м за 10 мин., закупоривая ход за собой песчаной пробкой. Тонкопалый суслик активен круглый год, перемещаясь ежедневно вокруг норы в радиусе до 2 км, а во время гона — и до 3 км.

Бурундуки *Tamias sibiricus* ведут древесно-норный образ жизни. Прекрасно лазая по стволам, ветвям (сбор орехов), они способны бегать по земле со скоростью около 11 км/час. Норы откапываются бурундуками в очень рыхлой лесной почве. Ход в жилую нору имеет длину до 3 м, не ветвится, но с боковыми отпорками. Диаметр гнездовой камеры достигает 30 см. Бурундук устраивает к зиме несколько кладовых — подземных камер. Миграция бурундука не изучена.

У длиннохвостого суслика *Citellus undulatus* норы устроены сложно, имеют иногда несколько выходов, ходы ветвятся. Глубина нор достигает

3 м, протяженность их до 15 м. Двигательная активность длиннохвостых сусликов больше, чем других видов этого рода. Они раскапывают грунт очень часто в поисках пищи, удаляются от норы на расстояние до 200 м и исхаживают сотни метров без захода для отдыха под землю. Известны перекочевки до 20 км за один сезон и до 180 км за 2 года.

Даурский суслик *C. dauricus* норы откапывает ежегодно. Длина хода до 2 м, размер гнездовой камеры 15—16 см. Кроме постоянной норы, имеются временные, менее глубокие и не имеющие отнорков. Кормовые подвижки достигают 600—700 м, во время гона возможен пробег животного до 1.5 км. Даурский суслик способен зарываться в твердую целинную почву за несколько минут.

У малого суслика *C. pygmaeus* норы устроены сложнее, чем у других видов этого рода. Длина ходов с отнорками достигает 375 см, система ходов усложняется каждый год. Над норой насыпается курганчик — наблюдательный пункт. Кормовые подвижки достигают 300 м, вне норы суслик находится до 4 час., обычно сезонные перемещения не превышают 5 км.

Рыжеватый суслик *C. major* откапывает норы глубиной около 1 м, длина ходов их около 2.5 м. Временные норы короче и не имеют отнорков. От нор суслик удаляется на 100—200 м. Систематически и экологически к рыжеватому суслику близок краснощекий суслик *C. erythrogenys*, который использовался в нашей работе для киносъемки движений.

Тарбаганы *Marmota sibirica* живут в постоянных норах, где одно поколение сменяется другим. Ежегодно нора углубляется и подправляется, причем на поверхность выносятся до 0.3 м<sup>3</sup> грунта. Земляные насыпи (бутаны) у нор достигают высоты 1.5 м, имея диаметр до 22 м. Нора имеет несколько (до девяти) входов, очень сложную сеть ходов протяженностью до 45 м, от которых отходят четыре-пять отнорков-уборных. На глубине 1—3 м располагаются несколько гнездовых камер размером до 140×80×60 см. Вокруг постоянной норы в радиусе до 60 м находятся несколько временных нор, устроенных менее сложно. На зиму нора закупоривается земляной пробкой длиной до 3—4 м. Ежедневные кормовые перемещения ограничиваются обычно окрестностями нор. Летом совершается расселение молодых животных. Миграция невелика: после поголовного истребления тарбаганов на полосе 150×10 км ежегодное продвижение в глубь территории составило 800 м.

Горные сурки экологически во многом сходны с тарбаганами, хотя и являются самостоятельными видами. Длиннохвостый сурок *M. caudata* и серый сурок *M. baibacina* обитают в условиях высокогорной степи, альпийских лугов и высокогорной пустыни. Сурки селятся на склонах с уклоном 20—45°, что обеспечивает им хороший обзор, поэтому бутаны над норами встречаются очень редко. Норы у горных сурков устроены не менее сложно, чем у тарбаганов. Кормовые перемещения достигают по вертикали 2—3 км. Сурки могут легко перепрыгивать ручьи шириной до 1 м и прекрасно карабкаются по камням. Расселение молодых животных происходит в радиусе до 4.5 км, причем горные перевалы не являются препятствием. Наши собственные наблюдения горных сурков в Заилийском Алатау и Кунгей-Алатау (Северный Тянь-Шань), Алайском и Заалайском хребтах (Северный Памир) также свидетельствуют, что они прекрасно лазают по скалистым и каменистым склонам.

Подводя итог, можно отметить, что среди изученных животных по характеру локомоции выделяются две основные группы — древесно-лазающие и наземнороющие. Типичные формы представлены, с одной стороны, обыкновенной белкой, с другой — сусликами, тарбаганом и тонкопалым сусликом. Бурундук является промежуточной формой: он хорошо лазает по стволам и ветвям деревьев, но устраивает норы, отры-



вая их в мягкой лесной почве. Кавказская белка по сравнению с обыкновенной лазает по деревьям меньше и больше времени проводит на земле. Наконец, длиннохвостый сурок, обитая в горных областях, в отличие от тарбагана способен хорошо лазать по крутым склонам и камням. Для всех указанных животных, конечно, свойственно и передвижение (бег)

по ровной поверхности земли. Поэтому анализ деятельности основных мышц целесообразно начать с этого локомоторного акта.

В классическом описании бега различаются две основные фазы — опоры и свободного переноса, в каждой из них две стадии — сгибания суставов и выпрямления конечности. В целом это справедливо для большинства четвероногих млекопитающих. Наиболее подробный анализ был произведен на примере аллюров лошади, однако детали движений у различных животных не совпадают. Данные по анализу движений и работе мускулатуры грудной конечности исследованных нами видов в литературе не удалось найти.

Движение грудной конечности при беге обыкновенной белки, начиная с момента опоры, состоит из ряда стадий, которые схематично показаны на рис. 1. Цикл начинается с того, что после прыжка животного конечность, вынесенная вперед, касается грунта концом кисти, и эта точка становится неподвижной по отношению к земле. В этот момент запястье слегка приподнято над грунтом, кисть находится в состоянии незначительного тыльного сгибания, локтевой сустав подогнут и плечо располагается почти перпендикулярно земле. Плечевой сустав также полусогнут,<sup>1</sup> ось лопатки занимает положение около 45° к горизонту.

Тазовые конечности подтягиваются к передним, позвоночник сгибается,

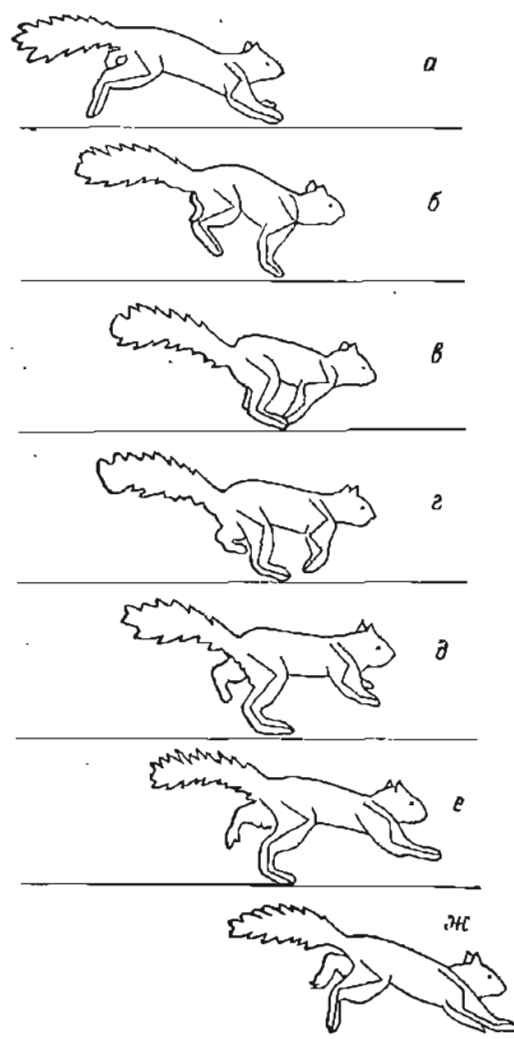


Рис. 1. Последовательные фазы бега обыкновенной белки (а—ж).

Объяснение в тексте.

а тело животного продолжает двигаться вперед, поэтому происходит вращение кисти вокруг опорной дистальной точки, дальнейшее тыльное сгибание луче-запястного сустава, сгибание плечевого и начинается разгибание локтевого сустава (рис. 1, а, б).

В конце первой четверти периода опоры вслед за локтевым начинает разгибаться плечевой и, наконец, перед последней четвертью опоры — луче-запястный сустав. Таким образом, стадия разгибания наступает в разных суставах неодновременно, но перед концом опоры охватывает их все. Тело продолжает двигаться вперед, стопы касаются грунта, грудные же конечности готовы к отрыву от него. Перед отрывом от

<sup>1</sup> Под сгибанием плечевого сустава здесь и далее понимается такое перемещение плечевой кости и лопатки, при котором угол между ними уменьшается; если считать лопатку неподвижной, то сгибанию плечевого сустава соответствует движение плеча назад вокруг фронтальной оси.

грунта опорная дистальная точка находится в крайне заднем положении и предплечье по отношению к ней вынесено вперед, плечо направлено почти горизонтально, а лопатка почти перпендикулярна земле (рис. 1, в). В целом распрямление грудной конечности дает толчок вверх передней половине тела, и позвоночник начинает распрямляться.

В первое время после отрыва конечности лопатка отклоняется кзади и поэтому вся конечность выносится вперед. Плечевой и локтевой суставы сгибаются. Кисть продолжает ладонное сгибание (рис. 1, г). В это время тазовые конечности, опираясь на грунт, дают поступательный толчок телу, которое одновременно вытягивается благодаря дальнейшему распрямлению позвоночника, грудные же конечности выносятся вперед. Очень скоро сгибание плечевого сустава сменяется его разгибанием и дистальный конец плечевой кости, а за ним и вся конечность выносятся вперед еще больше (рис. 1, д). Вскоре начинается тыльное разгибание кисти, а в середине переноса — разгибание локтевого сустава. Конечность вытягивается (рис. 1, е). Лопатка при переносе конечности совершает колебательное движение.

К моменту завершения толчка задними конечностями грудные вынесены вперед. Особенно вытягиваются они в период свободного прыжка, когда обе пары конечностей отрываются от грунта. Лишь в самом конце периода переноса во всех суставах грудной конечности начинается движение в обратном направлении, конечность слегка подгибается и поэтому в момент соприкосновения с грунтом становится способной к лучшей амортизации (рис. 1, ж). Таким образом, в конце периода уже наступает подготовка к следующему периоду и все звенья конечности начинают совершать движения, которые повторяются в той же последовательности.

Результаты обработки кинограмм иллюстрирует рис. 2. Графический анализ позволил установить время вступления в работу мышечных групп и направление сил, производящих движения конечности. Еще до перемены направления движения возникают силы, затормаживающие его. Они достигают максимума, когда движение меняет направление, и уменьшаются до нуля, пока оно еще не завершилось. Вслед за этим появляются новые силы, которые тормозят движение, меняют его направление и также падают (до нуля) до его завершения, сменяясь затем новыми силами, обратными по знаку, совпадающими с первыми. Источником возникновения сил, движущих конечность, в первое время после приземления кисти служит инерция тела животного, но сразу же в начале опоры проявляются силы, обусловленные сокращением мускулатуры конечности. Пока движение конечности продолжается в прежнем направлении, мышцы, тормозящие его, совершают уступающую работу, когда же действие сил совпадает с направлением движения, мышцы работают в преодолевающем режиме.

Анализ графиков, составленных по кинограммам животных, позволил приблизительно представить работу различных мышечных групп грудной конечности. Приводим результаты анализа бега белки. Основной толчок туловищу дает разгибание суставов в период опоры. По рис. 2, а можно видеть, что наибольшее разгибание суставов приурочено к концу этого периода, однако разгибатели работают с наибольшей интенсивностью не в это время, а в середине и даже в начале периода опоры, включаясь в такой последовательности: мускулы локтевого, плечевого и, наконец, луче-запястного суставов. Так как направление силы тяжести тела в этот момент противоположно направлению его движения, то возникающие ускорения всецело связаны с работой мускулов.

В конце опорного периода разгибание суставов тормозится, причем это может происходить не только за счет работы мускулов-сгибателей, но и за счет действия тяжести тела, еще не оторвавшегося от земли. После

отрыва от грунта сгибание суставов может совершаться только лишь за счет сокращения мышц, но так как масса конечностей значительно меньше массы всего тела, мускулы в период свободного переноса совершают меньшую работу, чем при опоре. Разгибатели суставов, которые при переносе конечности выпрямляют ее, также нагружены слабее, чем в период опоры.

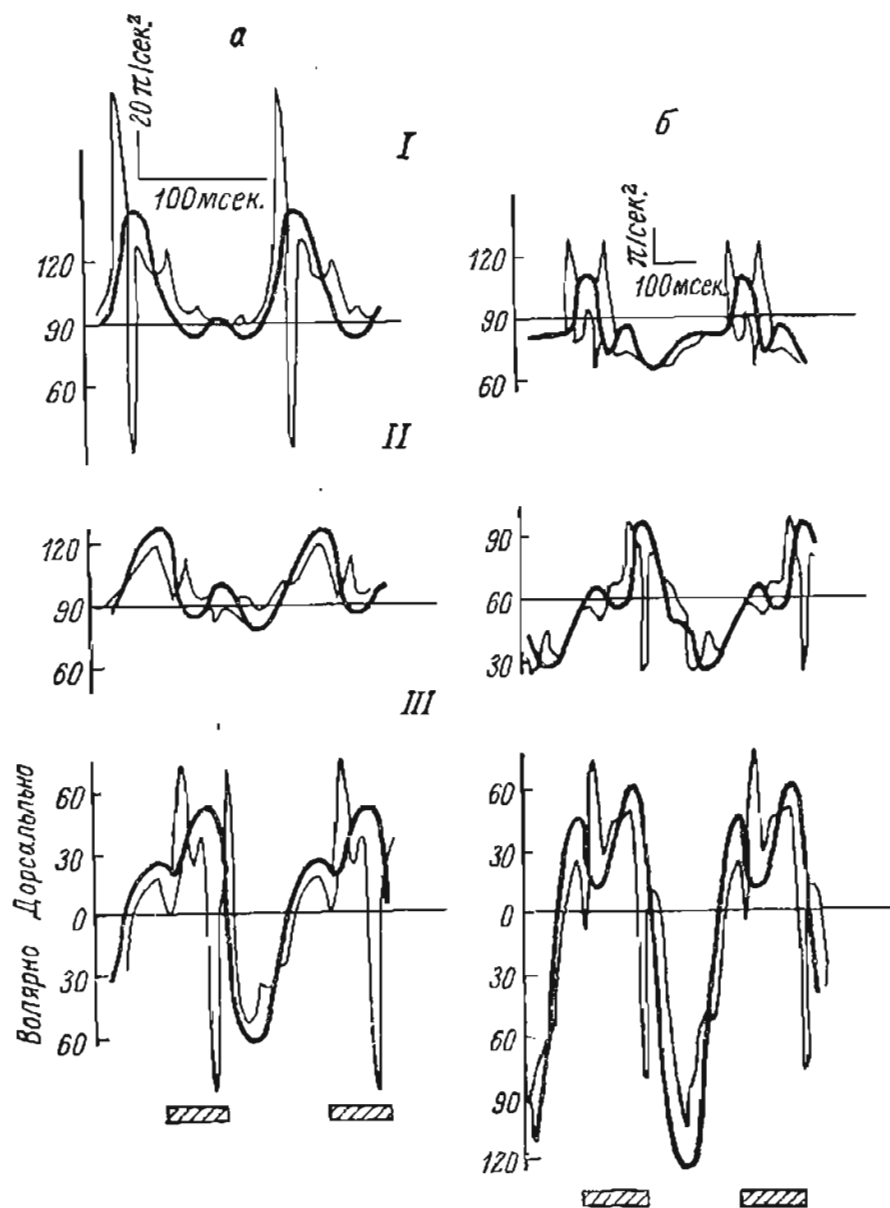


Рис. 2. Изменение угла (жирная линия) и углового ускорения (тонкая линия) между сегментами грудной конечности во время бега обыкновенной белки (а) и серого сурка (б).

I — между лопаткой и плечом; II — между плечом и предплечьем; III — между предплечьем и кистью. IV — период опоры. По оси ординат — угол между сегментами конечности (град.). Над графиками — отметка ускорения и времени.

Таким образом, при беге основная нагрузка приходится на мускулы-разгибатели, которые активно включаются в работу дважды. Мускулы-сгибатели активно работают лишь во время свободного переноса конечности.

У других исследованных животных распределение нагрузок на мускулы при беге принципиально сходно (рис. 2, б). Основные отличия заключаются только во времени наступления отдельных фаз движения конечности и в продолжительности цикла.

Рассмотрим распределение нагрузки на мускулы при рытье и лазании.

Во время рытья туловище опирается на тазовые конечности. Грудные конечности сначала выносятся вперед, что сопровождается разгибанием плечевого и некоторым сгибанием локтевого суставов. Далее начинается разгибание локтевого сустава и кисть касается грунта. Этим заканчивается свободный подготовительный для рытья перенос конечности. При откапывании грунта плечевой сустав сгибается, дистальный конец плечевой кости движется назад и тянет за собою предплечье и кисть, последняя активно разрыхляет грунт. Таким образом, значительную активную работу, преодолевая сопротивление грунта, совершают сгибатели плечевого сустава. Локтевой сустав при этом движении тоже сгибается, но так как предплечье сильно прижимается к земле, обеспечивая контакт кисти и грунта, нагруженными являются в первую очередь не сгибатели его, а разгибатели, совершающие уступающую работу. Поэтому особенно большое значение при рытье имеют двусуставные мышцы, которые служат одновременно сгибателями плечевого и разгибателями локтевого суставов — длинная головка трехглавого мускула плеча и напрягатель фасции предплечья.

Кисть при рытье также активно сгибается в ладонном направлении. Особенно нагружены здесь двусуставные мышцы, сгибающие кисть и разгибающие локтевой сустав или по крайней мере не препятствующие при своем сокращении его разгибанию, — глубокий и поверхностный сгибатели пальцев. Мышцы, сгибающие не только кисть, но одновременно и локтевой сустав, в этом двигательном акте должны принимать меньшее участие (например, лучевой сгибатель кисти). При отбрасывании отрытого грунта назад грудная конечность по сути дела продолжает то же движение, что и при разрыхлении его, но с большим размахом. После этого совершается новый вынос конечности вперед в подготовительное положение.

Лазание по вертикали или наклонным стволам и ветвям по смене фаз движений сходно с бегом по горизонтальной поверхности, но распределение нагрузок здесь совершенно иное. Поэтому мы не можем согласиться с А. С. Соколовым (1964), по мнению которого передвижение по деревьям принципиально ничем не отличается от прыжков, совершаемых на земле. Действительно, когда конечность закрепляется кистью за опору, наступает обычное сгибание плечевого и локтевого суставов, тыльное сгибание луче-запястного сустава и сгибание пальцев. Но если при беге это происходит в основном по инерции, под действием тяжести тела, то при лазании тело, напротив, энергично продвигается вверх и его тяжесть должна преодолеваться активным сокращением мускулов-сгибателей. Таким образом, при беге основная нагрузка падает на разгибатели, а при лазании — на сгибатели плечевого и локтевого суставов. Среди мышц дистальных отделов конечности основная нагрузка падает на радиальные мышцы предплечья, оканчивающиеся в области кисти (длинный и короткий лучевые разгибатели кисти, лучевой сгибатель кисти), а также на плече-лучевой мускул и круглый пронатор. Среди волярной группы предплечья нагрузка приходится на мускулы, сгибающие пальцы. Поэтому особую нагрузку у лазающих форм должны испытывать те головки сгибателей пальцев, которые начинаются только от костей предплечья, головки же, которые берут начало от плечевой кости, дистальнее фронтальной оси локтевого сустава, и, таким образом, могут разгибать локтевой сустав, в этом движении не должны принимать активного участия. В связи с необходимостью закрепить тело на вертикальной или наклонной поверхности особенное значение приобретают мускулы — аддукторы и пронаторы конечностей.

Среди различных локомоторных актов, присущих исследованным животным, необходимо рассмотреть еще и перепрыгивание с дерева на дерево. Начало прыжка сопровождается резким толчком задними и передними конечностями. В этом отношении движение сходно с отталкиванием тела при беге в период опоры, когда особенно сильно работают разгибатели суставов. После свободного полета животное цепляется за опору и подтягивается к ней. Это движение принципиально сходно с рассмотренным при лазании, когда главная нагрузка падает на сгибатели. Таким образом, при передвижении по деревьям нагрузка на различные группы мышц оказывается более разнообразной, чем при передвижении по земле.

Итак, анализ движений позволяет наметить основные группы мышц, на которые падает наибольшая нагрузка в различных локомоторных актах. При беге наиболее нагружены разгибатели плечевого, разгибатели локтевого и сгибатели луче-запястного суставов. При рытье нагруженными являются сгибатели плечевого, разгибатели локтевого, сгибатели луче-запястного суставов. При лазании нагружены сгибатели плечевого и локтевого и разгибатели луче-запястного суставов. При прыжке работают активно все группы мышц. Схематически это может быть представлено следующим образом:

Способ передвижения	Плечевой сустав		Локтевой сустав		Кистевой сустав	
	сгибание	разгибание	сгибание	разгибание	тыльное сгибание	ладонное сгибание
Бег . . . . .		+		+		+
Рытье . . . . .	+			+		+
Лазание . . . . .	+		+		+	
Прыжки по деревьям . . . . .	+	+	+	+	+	+

На основании сказанного можно полагать, что наибольшие различия между лазающими и роющими формами следует искать среди сгибателей и разгибателей локтевого и луче-запястного суставов, а наименьшие — среди сгибателей плечевого сустава.

#### ОСНОВНЫЕ АНАТОМИЧЕСКИЕ РАЗЛИЧИЯ В СТРОЕНИИ МЫШЦ ГРУДНОЙ КОНЕЧНОСТИ

Мускулы обыкновенной белки описали Хофман и Вейенберг (Hofmann и. Weyenbergh) еще в 1870 г. В их работе имеется немало фактических ошибок, а описание мускулатуры сделано столь схематично, что его использование для сравнения с мышцами других животных почти невозможно. Значительно более тщательное описание мышц *Sciuromorpha* в сравнении с *Hystricomorpha* принадлежит Парсонсу (Parsons, 1894, 1896). Он обращал внимание не только на наличие или отсутствие мускулов, но отмечал и степень их расчлененности на отдельные порции. Основная цель его работы состояла в обосновании систематики этой группы животных. Исследование многих американских видов семейства беличьих провел Брайент (Bryant, 1945). Изучение анатомии скелета и мышц позволило ему значительно уточнить систематические связи внутри семейства. По детальности описания эта работа мало отличается от других.

Эколого-морфологические задачи ставил Петерка (Peterka, 1936), который изучил мышцы трех видов беличьих американской фауны, пытаясь вскрыть приспособления к планированию, лазанию по деревьям и рытью нор. Он также ограничился лишь констатацией наличия мускулов или их частей и описанием мест их начала и прикрепления. Хотя автором

определялся и объем мускулов, но анализа соотношения функциональных мышечных групп не проводилось.

Боман (Bohman, 1939) изучил строение конечностей белки, сурка, бобра и зайца. Он отметил различия в строении мышц, связок и суставов, но считал, что их деятельный анализ выходит за пределы задач исследования. Наряду с топографией автор учитывал и вес мускулов, отметив разностороннее развитие мускулатуры у белки и сильное развитие мышц предплечья у сурка; последняя особенность связывалась с силовой нагрузкой конечностей.

В последние годы анатомия конечностей обыкновенной белки и малого суслика была рассмотрена наряду с пятью другими видами грызунов Б. П. Самсоновым (1953), но выявление конкретных адаптаций в строении скелета и мышц, видимо, не входило в его задачу.

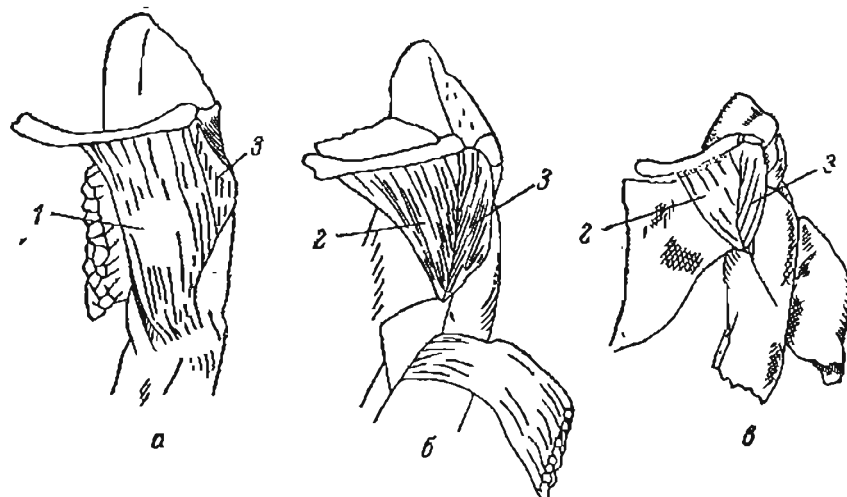


Рис. 3. Строение дельтовидного мускула у тарбагана (а, б) и тонкопалого суслика (в).

1 — поверхностная ключичная порция; 2 — глубокая ключичная порция; 3 — акромияльная порция.

В 1954 г. В. Н. Никольская провела подробное изучение строения конечностей ряда млекопитающих в связи с лазающим образом жизни. Автором исследованы пять видов сем. *Sciuridae*. По ее данным, белки и бурундук имеют конечности, удлиненные во всех отделах; их движения очень разнообразны, и поэтому не происходит преимущественного развития каких-либо мышечных групп. Однако отдельные мускулы имеют отличительные черты: так, трапециевидный мускул у лазающих форм слабее расчленен, может редуцироваться короткая головка двуглавой мышцы.

Большой материал по строению аппарата движения грызунов приведен П. П. Гамбариним (1960). Из 62 исследованных им видов 5 относятся к семейству беличьих. Автором дано довольно подробное анатомическое описание и учтен вес мускулов. Так как задача состояла в выявлении приспособлений к роющей деятельности, а беличьи не являются узкоспециализированными в этом отношении, то указанные виды привлекались лишь для сравнения с другими.

Отдельные анатомические данные о строении мышц у белок, сусликов, сурков и американских луговых собачек приводят Шрейбер (Schreiber, 1929) и Мячин (1959).

Таким образом, из обзора литературных данных можно заключить, что анатомия органов движения беличьих изучена еще чрезвычайно слабо. Хотя эта группа включает разнообразных животных, она почти не привлекалась для решения эколого-морфологических вопросов. При

исследовании видов этого семейства авторы ограничивались обычно описанием анатомических деталей, количественных же сопоставлений почти не проводилось.

Все различия, которые выявлены нами при обработке анатомического материала, могут быть объединены в две большие группы. К первой относятся такие особенности строения, как наличие или отсутствие тех или иных анатомических образований, прикрепление мышц к той или другой кости, топография мускулов. Эти особенности видны сразу же при обычном препарировании. Другая группа различий выявляется

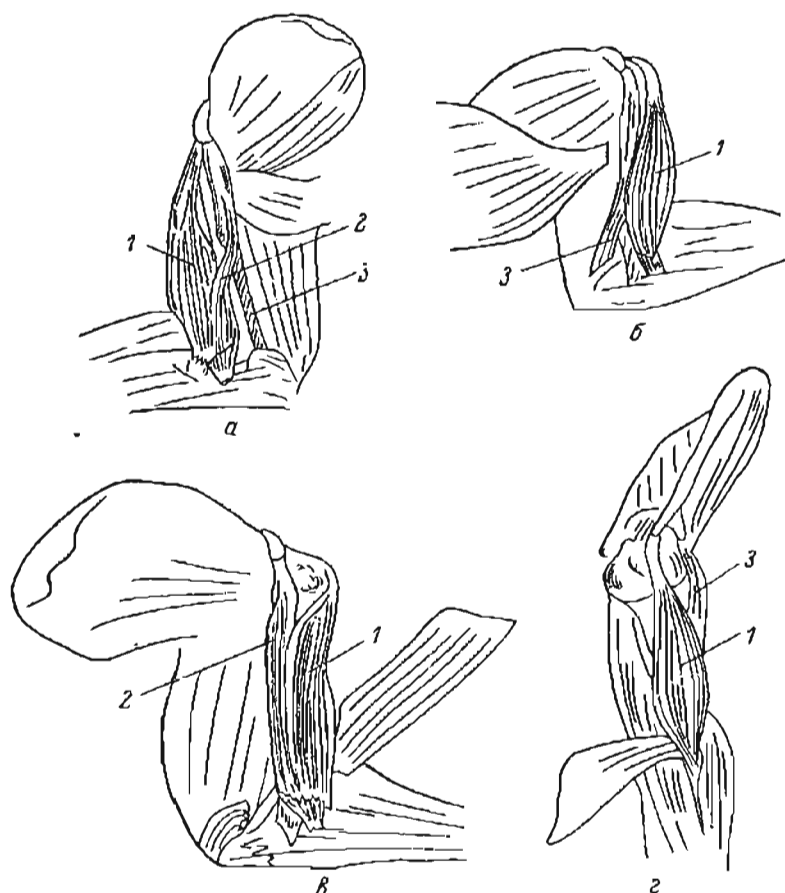


Рис. 4. Строение двуглавого мускула у обыкновенной белки (а), кавказской белки (б), тарбагана (в) и длиннохвостого суслика (г).

1 — длинная головка; 2 — короткая головка; 3 — длинный плече-плечевой мускул.

лишь при измерении величины тех или иных образований и касается в основном количественных характеристик исследованных органов.

Различия, отнесенные к первой группе, далеко не всегда могут быть сразу отчетливо связаны с образом жизни или с характером движений животных. В ряде случаев они, напротив, противоречат некоторым взглядам, получившим в литературе довольно широкое распространение. Обычно считается, что наличие у двуглавого мускула плеча и короткой и длинной головок связано с большим разнообразием локомоторных актов, с тонкостью и точностью движений (Ковешникова, 1924; Иванов, 1951; Никольская, 1954). Однако у видов сем. беличьих, которым в той или иной мере свойственно лазание, и следовательно наиболее разнообразные движения грудной конечности (у бурундука и кавказской белки), короткая головка отсутствует (рис. 4). В то же время нельзя сказать, что длиннохвостому суслику свойственны по сравнению с дру-

гими сусликами более однообразные движения. Напротив, как уже отмечалось, длиннохвостый суслик наиболее активен. Нельзя установить также и зависимости строения двуглавой мышцы от естественного систематического положения исследованных животных: оно различно у представителей одного и того же рода (*Citellus*, *Sciurus*); правда, по данным А. С. Строгановой (1958), И. М. Громова и др. (1965), *Sc. persicus* может быть выделена из р. *Sciurus* и отнесена к роду или подроду *Tenax*, но единство р. *Citellus* сомнений не вызывает. Не менее трудно функционально объяснить отсутствие поверхностной ключичной порции дельтовидной мышцы у белок, бурундука и тонкопалого суслика (рис. 3), отсутствие прикрепления надостного мускула к малому бугру у длиннохвостого сурка и тонкопалого суслика и т. п.

--3456	--345-	--345-	-2345-	123456	123456	12345-	12--56	12-456	12-4-6
<i>Sciurus</i>	<i>Sciurus</i>	<i>Eutamias</i>	<i>Spermophi-</i>	<i>Marmota</i>	<i>Marmota</i>	<i>Citellus</i>	<i>Citellus</i>	<i>Citellus</i>	<i>Citellus</i>
<i>vulgaris</i>	<i>persicus</i>	<i>sibiricus</i>	<i>lopsi</i>	<i>lepus</i>	<i>caudata</i>	<i>sibirica</i>	<i>undulatus</i>	<i>pygmaeus</i>	<i>major</i>
			<i>todactylus</i>						<i>dauricus</i>

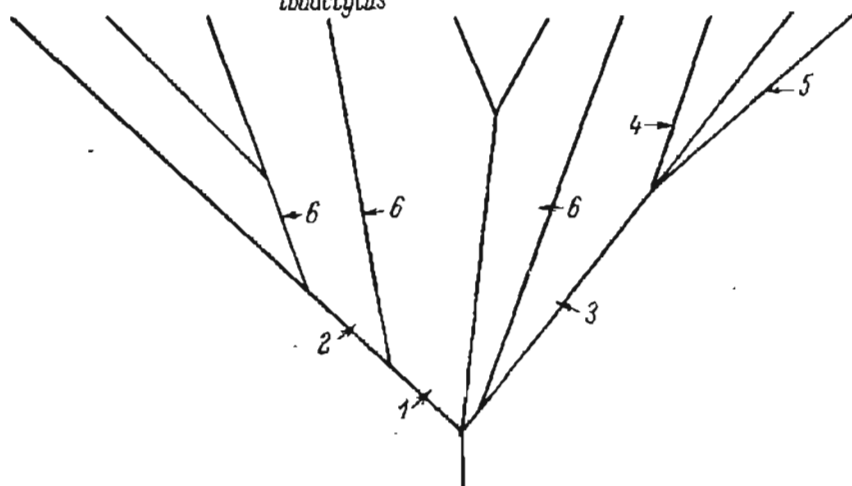


Рис. 5. Гипотетические отношения исследованных видов сем. беличьих.

1 — поверхностная ключичная порция дельтовидной мышцы; 2 — задняя полуперепончатая мышца; 3 — добавочная порция средней ягодичной мышцы; 4 — передняя нежная мышца; 5 — верхняя атлanto-лопаточная мышца; 6 — короткая головка двуглавой плеча. Объяснение в тексте.

У исследованных животных имеются различия и в строении мускулатуры туловища и тазовой конечности. У даурского суслика нет верхней атлanto-лопаточной мышцы. В пределах тазовой конечности у даурского, малого и рыжевато-го сусликов отсутствует добавочная порция среднего ягодичного мускула, у малого суслика нет переднего нежного мускула, а у белок и бурундука отсутствует задняя полуперепончатая мышца (Соколов, 1964).

Данные о строении мускулатуры могут быть использованы для суждения о филогенетических связях исследованных животных. Если считать, что утрата указанных мускулов сопровождала эволюцию группы и что утраченный орган вновь не появляется, можно построить схему, с известным приближением отражающую этапы развития сем. *Sciuridae*. На рис. 5 цифрами (от 1 до 6) обозначены мускулы, которые имеются у одних и отсутствуют у других видов. Стрелки показывают, в какой ветви предполагаемого филогенетического древа происходила утрата соответствующей мышцы. Цифры верхней части схемы указывают, какие из варьирующих мышц сохранились у того или иного вида. Из 10 исследованных видов все мускулы встречаются лишь у сурков, и поэтому



можно считать, что они сохранили наибольшее число анатомических признаков предковых форм. В связи с этим на рисунке сурки помещены в центре.

Первую крупную ветвь составляют белки, бурундук и тонкопалый суслик, у которых исчезла поверхностная ключичная порция дельтовидной мышцы (1). У трех из этих видов, за исключением тонкопалого суслика, нет и задней полуперепончатой мышцы (2), что заставляет думать о последующем отделении указанной ветви от филогенетического древа.

От второй ветви — сусликов — сразу же отделяется группа из трех видов — малый, рыжеватый и даурский, у которых нет добавочной порции средней ягодичной мышцы (3). В свою очередь в этой ветви исчезают передняя нежная мышца (4) у малого и верхняя атланта-лопаточная (5) — у даурского суслика. У даурского и длиннохвостого сусликов имеется одна общая особенность — прикрепление двуглавого мускула не только к лучевой, но и к локтевой кости. А. Н. Дружинин (1941) считает эту особенность наряду с наличием верхней атланта-лопаточной мышцы признаком филогенетической древности и примитивности вида. Это не противоречит палеонтологическим данным, которые приводятся в книге И. М. Громова и др. (1965), и свидетельствует о раннем обособлении сем. белитых среди грызунов и о примитивности и древности подрода *Urocitellus*.

Исчезновение короткой головки двуглавой мышцы (6) следует, видимо, считать признаком, возникшим самостоятельно у длиннохвостого суслика, тонкопалого суслика и у видов ветви кавказская белка—бурундук. В пользу этого говорит и большая вариабельность в развитии короткой головки у некоторых видов, в частности у малого суслика, у которого этот мускул бывает представлен либо в виде четкого тяжа, либо в виде нескольких тонких пучков, отходящих от заднего зеркала клюво-плечевого и присоединяющихся к длинной головке двуглавого.

Сейчас не представляется возможным объяснить причины, вызвавшие редукцию целых мышц или их анатомически обособленных частей, например отдельных головок. Думать, что они редуцировались «от неупотребления», нельзя, так как их функцию компенсируют другие мышцы. Так, несмотря на исчезновение поверхностной ключичной порции дельтовидного мускула, относительный вес соответствующих функциональных групп уменьшается далеко не всегда: вес разгибателей плечевого сустава по отношению ко всем мышцам этого сустава составляет у рыжеватого суслика 30.9%, а у бурундука — 31.2%. Отсутствие указанной порции компенсируется у бурундука за счет развития длинной головки двуглавой мышцы и глубокой ключичной порции дельтовидной:

	Бурундук	Рыжеватый суслик
Надостный мускул, подостный мускул, подлопаточный мускул	23.9	23.0
Двуглавый мускул и глубокая ключичная порция дельтовидного мускула . . . . .	7.3	5.3
Поверхностная ключичная порция дельтовидного мускула . . . .	Нет	2.6
Итого . . . . .	31.2	30.9

Что касается сгибателей локтевого сустава, то, несмотря на отсутствие поверхностной порции дельтовидной мышцы,<sup>2</sup> они развиты у бурундука, как и у других лазающих форм, сильнее, чем у типично роющих животных, которые имеют указанный мускул.

Наряду с признаками, функциональное значение которых установить затруднительно, имеются такие, которые носят очевидный адаптивный характер.

Так, сухожильная пластинка в области лопаточной вырезки служит местом начала мышечных пучков надостного мускула. Она развита сильнее (на всем протяжении) у тонкопалого суслика, обладающего большой скоростью и интенсивностью движений, и у крупных, массивных сурков. Фиброзная петля, фиксирующая подостный мускул и направляющая его действие, представленная у сусликов и сурков, лучше всего развита у длиннохвостого сурка — крупной формы с разнообразными сильными движениями (рис. 6).

Многие признаки, которые связаны с развитием соединительнотканых опорных образований, приобретают функциональную трактовку, если принимать во внимание не только их наличие или отсутствие, но и степень выраженности.

Значительно более определенные данные о связи строения мускулатуры передней конечности с характером ее деятельности выявляются при рассмотрении веса, линейных размеров и внутренней структуры мускулов, т. е. признаков, которые носят количественный характер.

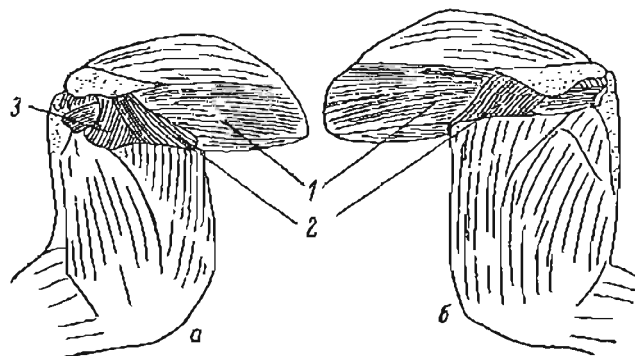


Рис. 6. Фиброзная петля в области лопатки у длиннохвостого сурка (а) и тарбагана (б). 1 — подостный мускул; 2 — задняя связка; 3 — передняя связка.

#### ВЕСОВЫЕ СООТНОШЕНИЯ МЫШЦ ГРУДНОЙ КОНЕЧНОСТИ КАК ОТРАЖЕНИЕ РАБОТОСПОСОБНОСТИ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ МУСКУЛЬНЫХ ГРУПП

Остановимся сначала в общих чертах на соотношении мускулов различных сегментов конечности и суставов.

Топографическое распределение массы мышц конечности (%) у разных видов следующее:

Вид	Туловище	Лопатка	Плечо	Предплечье и кисть
<i>Sciurus vulgaris</i> . . . . .	43	19	22	16
<i>Sc. persicus</i> . . . . .	45	22	20	14
<i>Spermophilopsis leptodactylus</i> . . . . .	43	19	19	19
<i>Tamias sibiricus</i> . . . . .	42	20	24	14
<i>Citellus undulatus</i> . . . . .	39	22	24	14
<i>C. dauricus</i> . . . . .	36	23	24	17
<i>C. pygmaeus</i> . . . . .	42	20	22	16
<i>C. major</i> . . . . .	43	19	24	14
<i>Marmota sibirica</i> . . . . .	40	21	22	17
<i>M. caudata</i> . . . . .	47	19	20	15

<sup>2</sup> Она прикрепляется к локтевой кости.

## Распределение по суставам иное:

Вид	Плечевой пояс	Плечевой сустав	Локтевой сустав	Сустав кисти
<i>Sciurus vulgaris</i> . . . . .	43	62	32	12
<i>Sc. persicus</i> . . . . .	45	63	30	11
<i>Sp. leptodactylus</i> . . . . .	43	56	31	16
<i>Tamias sibiricus</i> . . . . .	42	59	33	11
<i>Citellus undulatus</i> . . . . .	39	58	36	12
<i>C. dauricus</i> . . . . .	36	56	37	15
<i>C. pygmaeus</i> . . . . .	42	55	35	14
<i>C. major</i> . . . . .	43	52	34	12
<i>Marmota sibirica</i> . . . . .	40	53	35	14
<i>M. caudata</i> . . . . .	47	50	31	12

Можно видеть, что в распределении мускулатуры по сегментам закономерных различий нет, в то время как распределение ее по суставам связано с характером движений. Так как некоторые мускулы являются двусуставными, то при расчете они были учтены дважды. У лазающих животных увеличена масса мускулов плечевого, у роющих же — локтевого сустава. Напомним, что на мышцы плечевого сустава падает значительная нагрузка при подтягивании тела. Мышцы локтевого сустава активно участвуют в откапывании и отбрасывании грунта при рытье. У некоторых роющих видов (в частности у тонкопалого суслика) увеличена масса мышц суставов кисти. По данным П. П. Гамбаряна (1953), основанных на анализе киносъемки, тонкопалый суслик разрыхляет грунт кистью при относительно неподвижных плече и предплечье и лишь затем отбрасывает его.

## Весовые соотношения мускулов плечевого сустава

Плечевой сустав у всех исследованных представителей сем. беличьих многоосный и допускает движения плеча относительно лопатки в любом направлении. Основными осями движений являются фронтальная, вертикальная и сагиттальная. В этом порядке рассмотрены и соотношения мышечных групп. Оговоримся сразу, что учтены только те мускулы, которые непосредственно перекидываются через сустав, мышцы же, участвующие в его движении косвенно, опосредованно (мускулы, соединяющие туловище с плечевым поясом, мускулы туловища и т. д.) не анализируются, так как определение их деятельности в конкретных двигательных актах очень сложно.

При сравнении одноименных мускулов мы пользовались прежде всего их относительным весом в пределах суставов, т. е. отношением веса каждого мускула к общему весу всех мускулов сустава, выраженным в промилле (табл. 1).

Рассмотрим сначала относительный вес мускулов, производящих движение вокруг фронтальной оси. Расположение мест начала и прикрепления мускулов по отношению к суставу определялось по рентгенограммам, и по этим данным делалось заключение о направлении действия мышц.

К группе сгибателей были отнесены широкая мышца спины, поверхностная и глубокая грудные мышцы, длинная головка трехглавого мускула, мускул, напрягающий фасцию предплечья, большая и малая круглые мышцы и лопаточная часть дельтовидного мускула, к группе разгибателей — надостный, подостный, подлопаточный мускулы, поверхностная и глубокая ключичные части дельтовидного мускула и длинная головка двуглавого мускула. Остальные мышцы плечевого сустава в за-

Таблица 1

## Относительный вес мускулов плечевого сустава, в ‰

Мышцы	<i>Sciurus vulgaris</i>	<i>Sciurus persicus</i>	<i>Spermophilopsis leptodactylus</i>	<i>Tamias sibiricus</i>	<i>Citellus undulatus</i>	<i>Citellus dauricus</i>	<i>Citellus pygmaeus</i>	<i>Citellus major</i>	<i>Marmota sibirica</i>	<i>Marmota caudata</i>
Latissimus dorsi . . . . .	234	258	274	176	146	146	165	180	160	194
Pectoralis superficialis . . .	114	165	131	85	72	62	90	90	142	109
Pectoralis profundus . . . .	115	36	38	129	123	113	126	110	77	120
Triceps brachii, caput longum . . . . .	93	95	138	173	100	207	182	195	163	140
Tensor fasciae antebrachii . .	36	40	13	15	21	24	20	15	22	19
Teres major . . . . .	72	67	82	64	49	56	54	52	40	36
Deltoideus, pars scapularis . .	18	15	22	23	20	20	22	24	23	19
Teres minor . . . . .	2.0	2.0	3.0	1.8	3.0	3.6	3.0	3.0	3.4	3.3
Deltoideus, pars acromialis . .	15	14	16	10	14	12	12	12	14	14
Coraco-brachialis brevis . . .	1.0	0.7	0.7	1.0	0.9	2.1	1.3	1.0	1.2	0.9
Coraco-brachialis longus . . .	12	11	4.0	8.3	4.3	4.7	4.2	4.2	6.4	5.0
Biceps brachii, caput breve . .	3.4	—	—	—	—	5.0	4.6	4.9	5.3	4.2
Subscapularis . . . . .	85	95	107	91	107	105	96	98	108	99
Biceps brachii, caput longum . .	74	60	36	56	38	32	31	33	29	29
Deltoideus, pars clavicul- profundus . . . . .	26	18	25	17	12	16	10	12	13	14
Deltoideus, pars clavicul- superficialis . . . . .	—	—	—	—	27	26	34	10	37	44
Infraspinatus . . . . .	48	54	54	51	66	71	56	63	64	62
Supraspinatus . . . . .	52	69	56	98	99	94	88	94	92	88

висимости от его положения могут участвовать как в том, так и в другом движении и потому не были отнесены к указанным группам. Относительный вес основных функциональных групп мускулов плечевого сустава приводится в табл. 2.

На рис. 7, а данные о весе сгибателей и разгибателей представлены в виде круговой диаграммы, где 360° соответствуют весу всех мышц,

Таблица 2

## Относительный вес функциональных групп мускулов плечевого сустава, в ‰

Группы мускулов	<i>Sciurus vulgaris</i>	<i>Sciurus persicus</i>	<i>Spermophilopsis leptodactylus</i>	<i>Tamias sibiricus</i>	<i>Citellus undulatus</i>	<i>Citellus dauricus</i>	<i>Citellus pygmaeus</i>	<i>Citellus major</i>	<i>Marmota sibirica</i>	<i>Marmota caudata</i>
Сгибатели . . . . .	68	63	70	67	63	63	66	67	63	64
Одноуставные . . . . .	56	54	55	48	41	40	46	46	44	48
Двуставные . . . . .	13	14	15	19	22	23	20	21	19	16
Разгибатели . . . . .	28	30	28	32	34	34	32	30	34	34
Одноуставные . . . . .	21	24	24	26	28	28	25	26	27	27
Двуставные . . . . .	7	6	4	6	6	6	7	4	7	7
Вращатели . . . . .	78	79	80	74	70	69	72	73	73	75
Пронаторы . . . . .	66	65	66	57	51	50	55	55	55	58
Супинаторы . . . . .	12	14	14	17	19	19	17	18	18	17

действующих на сустав, и приняты за 100%. Каждое *кольцо* соответствует определенному виду животных. Величина дуги, отведенной для каждой группы мышц, пропорциональна ее относительному весу. Мышцы-сгибатели сильнее всего развиты у белок и тонкопалого суслика, затем у бурундука, малого, рыжеватого сусликов и, наконец, у даурского и длиннохвостого сусликов и у сурков. В группе разгибателей наблюдаются обратные соотношения. Они становятся еще более явными, если не учитывать двусуставных мышц (длинные головки двуглавой и трехглавой мышц, напрягатель фасции предплечья и поверхностная часть дельтовидного мускула), степень развития которых зависит и от работы локтевого сустава. В этом случае можно видеть, что наибольшего развития мышцы-сгибатели достигают у лазающих форм — белок, у тонкопалого суслика и у горного длиннохвостого сурка, а разгибатели — у сусликов и сурков, к ним близок и бурундук.

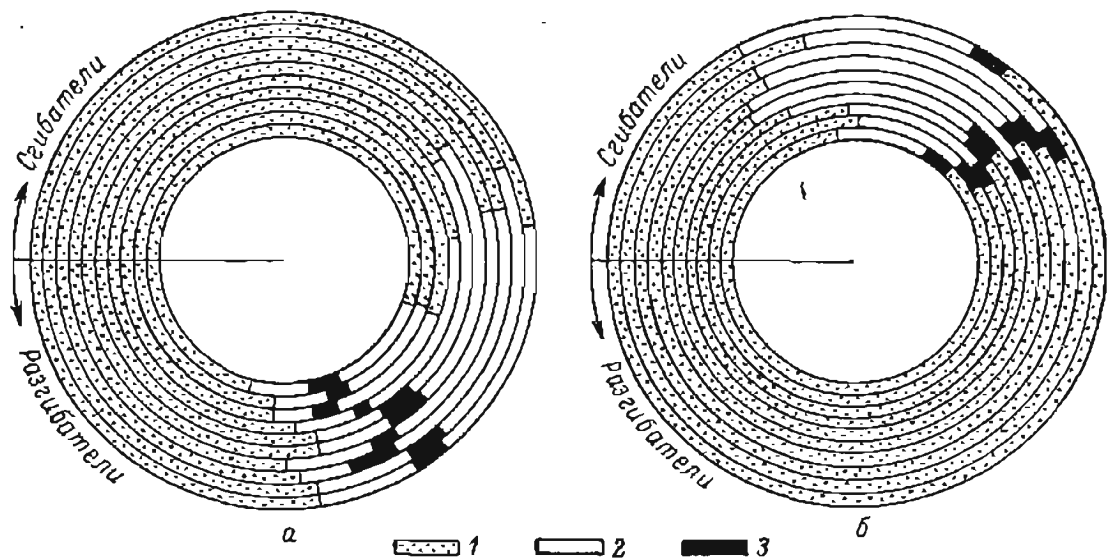


Рис. 7. Относительный вес сгибателей и разгибателей плечевого сустава.

1 — односуставные; 2, 3 — двусуставные мышцы. а — в период свободного переноса конечности и при подтягивании тела во время лазания; б — в период опоры при передвижении по горизонтальной поверхности.

Здесь и на рис. 8—10, начиная с *внутреннего кольца*, представлены мышцы следующих животных: белки обыкновенной и кавказской, тонкопалого суслика, бурундука, сусликов длиннохвостого, даурского, малого и рыжеватого, тарбагана и длиннохвостого сурка.

Среди сгибателей эти различия определяются в основном преимущественным развитием широкой мышцы спины и большой круглой мышцы (табл. 1). Поверхностная и глубокая грудные мышцы очень изменчивы, поэтому целесообразно рассматривать их относительный вес совместно, определенных особенностей у видов с различным характером движений они не имеют. Среди разгибателей у белок и тонкопалого суслика более слабо развит надостный мускул. Подостный мускул развит наиболее слабо у бурундука и малого суслика. Подлопаточная мышца наиболее слаба у белок, бурундука и малого суслика, у тонкопалого же суслика она не отличается от остальных сусликов и сурков.

Сопоставляя данные об относительном весе отдельных мышц и о длине костно-мышечных рычагов (Катинас, 1966), можно видеть, что, как правило, наибольшие весовые различия наблюдаются у мышц, расположенных дальше от центра сустава.

Указанное распределение мышц по функциональным группам справедливо лишь для фазы переноса свободной конечности и для подтяги-

вания при лазании. В опорную фазу, при беге по горизонтальной поверхности, группировка мускулов иная: широкая мышца спины и глубокая грудная участвуют в разгибании сустава. В фазу опоры (рис. 7, б) относительный вес мышц, участвующих в разгибании плечевого сустава, у всех видов примерно одинаков, причем несколько выделяются белки и длиннохвостый сурок. Это может быть связано с большой уступающей работой разгибателей при амортизации тела в конце прыжка, а у белки, кроме того, — и с необходимостью обеспечить туловищу толчок в конце опорного периода.

Рассмотрим относительный вес мускулов, вращающих плечевую кость вокруг ее продольной оси.

Общий относительный вес всех вращателей наибольший у белок и тонкопалого суслика, промежуточное положение занимают бурундук и длиннохвостый сурок, наименьший вес — у сусликов и тарбагана. Более четко различия выступают, если вращатели плеча внутри и наружу рассматривать раздельно (рис. 8). У белок и тонкопалого суслика преобладают мускулы, вращающие плечо внутрь, а у бурундука, сусликов и сурков — наружу. К первым относятся широкая мышца спины, поверхностная и глубокая грудные, подлопаточная, большая круглая мышца, глубокая ключичная часть дельтовидной мышцы, длинный и короткий клюво-плечевые мускулы, ко вторым — надостный, подостный, малый круглый мускулы и лопаточная часть дельтовидной мышцы.

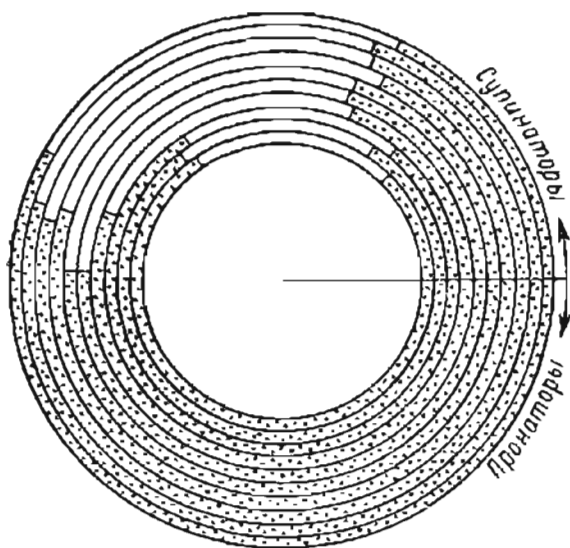


Рис. 8. Относительный вес пронаторов и супинаторов плечевого сустава.

Пронаторы плечевого сустава играют большую роль при лазании по наклонным и вертикальным поверхностям. Именно они обеспечивают животному прочность захвата конечностями и удержание тела. Видимо, с этим и связано сильное развитие пронаторов у белок — типичных древесных животных. Промежуточная степень развития этих мышц наблюдается у бурундука и длиннохвостого сурка — животных, у которых лазание играет в передвижении важную роль. Несколько сложнее объяснить развитие этой группы мускулов у тонкопалого суслика. Возможно, оно связано с особым способом откапывания грунта. Если настоящие суслики (р. *Citellus*) отбрасывают отрытую землю латерально от туловища, то тонкопалый суслик делает это, приподнимая туловище и откидывая песок под брюхо, между задними лапами. При этом возникает весьма значительная нагрузка на пронаторы плечевого сустава.

Среди отдельных мускулов, вращающих плечо внутрь, у белок и тонкопалого суслика выделяются широкая мышца спины, большая круглая, глубокая ключичная часть дельтовидной мышцы, у белок и бурундука сильно развита длинная клюво-плечевая мышца. Среди мышц, вращающих плечо наружу, у сурков и сусликов выделяются надостная и подостная мышцы, лопаточная часть дельтовидного мускула, малая круглая мышца. Тонкопалый суслик по этому признаку примыкает к последней группе видов, а бурундук по развитию малой круглой — к белкам.

## Весовые соотношения мускулов локтевого сустава и сустава кисти

Локтевой сустав — двухосный. В нем возможны движения вокруг фронтальной и продольной осей — сгибание, разгибание, супинация и пронация. Относительный вес мышц, действующих на локтевой сустав, приведен в табл. 3.

Таблица 3

Относительный вес мышц локтевого сустава, в ‰

Мышцы	<i>Sciurus vulgaris</i>	<i>Sciurus peritens</i>	<i>Spermophilopsis leptodactylus</i>	<i>Tamias sibiricus</i>	<i>Citellus undulatus</i>	<i>Citellus dauricus</i>	<i>Citellus pygmaeus</i>	<i>Citellus major</i>	<i>Marmota sibirica</i>	<i>Marmota caudata</i>
Deltoidaeus, pars clavicolaris superficialis . . . . .	—	—	—	—	44	40	54	15	55	72
Biceps brachii, caput longum . . . . .	143	124	63	100	61	49	50	52	43	48
Biceps brachii, caput breve . . . . .	6.6	—	—	—	—	7.6	7.2	7.8	8.0	6.7
Tensor fasciae antebrachii . . . . .	70	82	23	26	34	37	31	24	34	31
Triceps brachii, caput longum . . . . .	180	197	238	310	322	317	287	308	243	228
Triceps brachii, caput laterale . . . . .	101	93	132	103	123	99	120	136	147	137
Triceps brachii, caput mediale (основная часть) . . . . .	77	74	33	64	74	68	65	102	84	84
Triceps brachii, caput mediale (дополнительная часть) . . . . .	33	27	49	28	8	11	10	16	9	17
Epitrochleo-aneoneus . . . . .	5.1	8.5	15	5.9	9.7	9.1	8.7	8.5	9.2	8.9
Brachialis . . . . .	43	40	38	62	43	44	42	36	45	42
Brachio-radialis . . . . .	66	50	37	33	22	34	32	28	38	40
Pronator teres . . . . .	38	32	35	32	21	27	24	22	24	28
Supinator . . . . .	6.9	7.8	8.0	5.7	5.7	5.1	7.5	6.5	7.4	7.1
Flexor carpi radialis . . . . .	18	15	29	24	16	18	20	19	20	21
Palmaris longus . . . . .	7.0	5.2	13	15	11	11	17	15	14	15
Pronator quadratus . . . . .	1.4	0.7	4.2	2.3	2.6	1.3	0.3	2.7	3.2	3.1
Extensor carpi radialis longus . . . . .	27	29	30	25	25	26	29	24	29	30
Extensor carpi radialis brevis . . . . .	29	22	35	36	21	30	29	24	34	30
Extensor carpi ulnaris . . . . .	23	22	24	24	20	20	21	18	24	22
Extensor digitorum communis . . . . .	18	16	35	17	21	22	21	21	22	20
Extensor digiti II . . . . .	3.9	3.7	2.6	4.4	2.3	2.2	5.5	2.4	2.4	2.2
Extensor digiti III . . . . .	3.6	3.4	2.6	4.5	2.8	4.4	4.7	2.8	3.2	3.7
Extensor carpi lateralis . . . . .	8.3	7.5	16	10	14	18	8.4	13	12	11
Flexor digitorum sublimis . . . . .	46	56	73	46	46	42	48	49	50	52
Flexor digitorum profundus (часть, берущая начало от плечевой кости) . . . . .	45	84	67	23	53	57	59	48	39	41
Biceps brachii . . . . .	145	124	63	100	61	57	57	60	51	55
Triceps brachii, caput mediale . . . . .	110	101	82	93	82	79	74	117	93	101
Triceps brachii . . . . .	391	391	452	506	527	495	481	560	483	466

К сгибателям локтевого сустава относятся поверхностная ключичная часть дельтовидной мышцы, обе головки двуглавой мышцы плеча, плечевая и плече-лучевая мышцы, круглый пронатор, длинный и короткий лучевые разгибатели кисти. Разгибателями служат мускул, напрягающий фасцию предплечья, все головки трехглавого мускула, медиальный малый локтевой мускул и поверхностный сгибатель пальцев. Остальные мускулы предплечья начинаются очень близко от фронтальной оси сустава и принимают незначительное участие как в сгибании, так и в разгибании сустава в зависимости от положения конечности.

Супинаторами локтевого сустава являются обе головки двуглавой мышцы, длинный и короткий лучевые разгибатели кисти, супинатор и плече-лучевая мышца. Последняя в зависимости от положения конечности может участвовать и в пронации. Пронаторами, кроме того, служат лучевой сгибатель кисти, круглый и квадратный пронаторы. Последний у исследованных видов развит слабо и во внимание не принимался. Заметим попутно, что нельзя судить о действии мышц на локтевой сустав только по названию. Так, *m. m. extensores carpi radialis longus et brevis* действительно являются разгибателями для кисти (*extensor carpi*), но это вовсе не означает, что подобное действие распространяется и на локтевой сустав. Анализ рентгенограмм показал, что для последнего они могут быть только сгибателями. Относительный вес указанных групп мускулов приведен в табл. 4.

Можно видеть (рис. 9), что сгибатели наиболее развиты у белок, занимают промежуточное положение у бурундука и длиннохвостого сурка, у остальных же видов развиты слабее. Эти различия складываются главным образом за счет преобладания у белок и бурундука двуглавого мускула (табл. 3): у бурундука сильнее, чем у других видов, развита плечевая мышца, у белок — плече-лучевая, у белок, бурундука и тонкопалого суслика несколько выделяется также круглый пронатор.

Разгибатели локтевого сустава наиболее развиты у всех роющих форм и у бурундука, особенно выделяясь у рыжевато-го суслика (рис. 9). Среди отдельных мускулов у сусликов и бурундука особенно сильно развита длинная головка трехглавой мышцы плеча (табл. 3), у сурков, большинства сусликов (за исключением малого) — латеральная головка трехглавой мышцы. В целом трехглавый мускул наименее развит у белок. Что касается поверхностного разгибателя пальцев, то он выделяется у тонкопалого суслика, у остальных же видов примерно одинаков. Малый

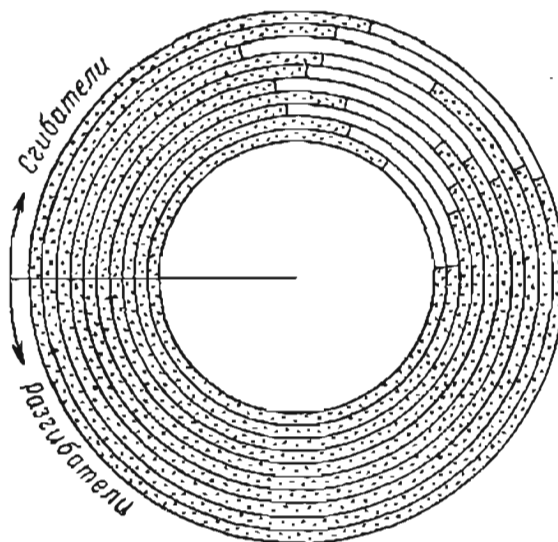


Рис. 9. Относительный вес сгибателей и разгибателей локтевого сустава.

Таблица 4

Относительный вес функциональных мышечных групп локтевого сустава, в %

Группы мускулов	<i>Sciurus vulgaris</i>	<i>Sciurus persicus</i>	<i>Spermophilopsis lepidactylus</i>	<i>Tamias sibiricus</i>	<i>Citellus undulatus</i>	<i>Citellus dauricus</i>	<i>Citellus pygmaeus</i>	<i>Citellus major</i>	<i>Marmota sibirica</i>	<i>Marmota caudata</i>
Сгибатели . . .	35	30	24	29	24	26	27	21	28	30
Разгибатели . . .	51	54	56	58	62	58	57	54	58	56
Вращатели . . .	34	28	24	26	17	20	20	18	20	21
Пронаторы . . .	12	10	10	9	6	8	8	7	8	9
Супинаторы . . .	28	25	17	20	14	15	15	14	16	16



локтевой медиальный мускул слабо развит у обыкновенной белки и бурундука, почти одинаково выражен у сурка и суслика и кавказской белки и заметно выделяется у тонкопалого суслика.

Ротаторы локтевого сустава наиболее развиты у белок, далее у бурундука и тонкопалого суслика и меньше всего — у сурков и сусликов. Раздельное рассмотрение пронаторов и супинаторов показывает, что степень развития первых примерно одинакова у всех видов, лишь не-

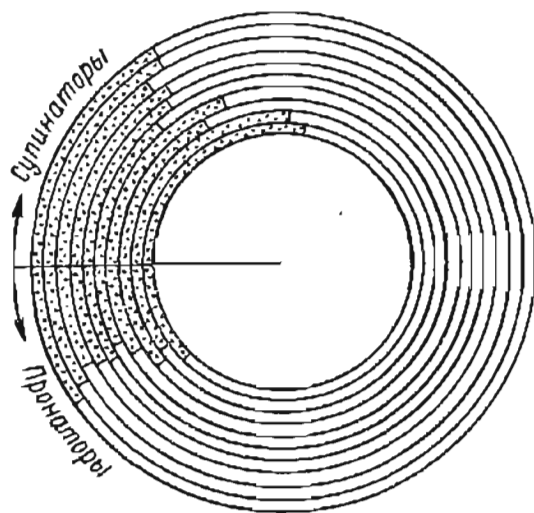


Рис. 10. Относительный вес пронаторов и супинаторов локтевого сустава.

сколько возрастая у белок, тонкопалого суслика и длиннотелого сурка. Среди супинаторов различия проявляются отчетливо. Эта группа мышц (главным образом за счет двуглавого мускула) наиболее развита у белок, занимает промежуточное положение у бурундука, у остальных же видов развита меньше (рис. 10). Среди вращателей внутрь круглый пронатор развит сильнее всего у обыкновенной белки, далее у тонкопалого суслика, кавказской белки и бурундука.

Мышцы, которые действуют на сустав кисти, располагаются на предплечье. Сгибателями служат лучевой и локтевой сгибатели кисти, длинный ладонный мускул, поверхностный и глубокий сгибатели пальцев, длинный

сгибатель большого пальца, а также локтевой разгибатель кисти. Последняя мышца, вопреки своему названию, заимствованному из анатомии человека, относится у млекопитающих к группе мускулов, сгибающих, а не разгибающих кисть (Katzer, 1956). К разгибателям сустава относятся длинный и короткий лучевые разгибатели кисти, общий разгибатель пальцев, собственные разгибатели II и III пальцев, латеральный разгибатель кисти и отводящий мускул большого пальца.

Относительный вес группы сгибателей колеблется у исследованных видов от 66 до 74%, а разгибателей — от 26 до 34% веса всех мышц сустава. Закономерных различий между лазящими и роющими формами не выявляется. Точно так же не выявляется четких различий и между группами отводящих и приводящих мускулов.

### ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ОТДЕЛЬНЫХ МУСКУЛОВ

Данные, характеризующие функционально-морфологические показатели силы и амплитуды сокращения мышц, полученные в результате измерения пучков при препарировании мышечного брюшка (табл. 5), показывают, что работа мышц-разгибателей осуществляется преимущественно за счет силового компонента ( $\frac{P}{\sqrt{V}} > 1$ ). Наиболее выражено

это у роющих форм — рыжеватого суслика, сурков и тонкопалого суслика. Менее всего преобладание силового компонента сказывается у обыкновенной белки и бурундука. Работа мышц-сгибателей, напротив, совершается в значительной степени за счет перемещения их точек прикрепления, но силовой компонент наиболее выражен при этом у сурков, рыжеватого и тонкопалого сусликов, а также у белок. Таким образом, у лазящих и роющих форм силовые качества мышц-разгибателей различаются

значительно сильнее, чем мышц-сгибателей, что хорошо согласуется с анализом нагрузки мышечных групп, приведенным ранее.

Если сопоставить показатели силы и амплитуды тех же мышц по видам животных, то и в этом случае намечаются четкие особенности у лазающих и роющих форм (рис. 14). У обыкновенной белки среди всех исследованных видов степень различия в характере сокращения сгибателей и разгибателей наименьшая. Несколько больше она у бурундука и кавказской белки и особенно велика у сусликов.

Таким образом, у роющих форм наблюдается как бы «поляризованность» в приспособлении мышц-антагонистов к силовым и амплитудным особенностям сокращения, в то время как у форм лазающих подобные различия выступают менее резко. Нерезки эти различия и у малого суслика. У мышц-разгибателей этого вида по сравнению с другими сусликами заметно ослаблен силовой компонент. Можно полагать, что это связано с пребыванием животных перед исследованием в длительной зимней спячке. По этой причине результаты измерений мышц малого суслика не включены в рис. 14.

В настоящее время широко распространен взгляд, что у относительно более сильных мускулов лучше развиты так называемые опорные образования, т. е. соединительнотканые элементы. П. Ф. Лесгафт (1905) полагал, что увеличение поверхности опоры (т. е. площади начала и прикрепления мышечных пучков) в силу чисто физических, механических причин способствует увеличению силы, которая развивается при сокращении мышечных волокон. Это утверждение распространилось довольно широко и нашло отражение во многих работах (в частности, см.: Ковешникова

Таблица 5

Показатели силы и амплитуды мышц-антагонистов

Вид	M. biceps brachii, caput longum			M. triceps brachii, caput longum			M. supraspinatus			M. teres major		
	$\frac{P}{\sqrt{V}}$	$\frac{l_{\text{дл}}}{\sqrt{V}}$	$\text{tg } \beta$	$\frac{P}{\sqrt{V}}$	$\frac{l_{\text{дл}}}{\sqrt{V}}$	$\text{tg } \beta$	$\frac{P}{\sqrt{V}}$	$\frac{l_{\text{дл}}}{\sqrt{V}}$	$\text{tg } \beta$	$\frac{P}{\sqrt{V}}$	$\frac{l_{\text{дл}}}{\sqrt{V}}$	$\text{tg } \beta$
<i>Sciurus vulgaris</i> . . . . .	1.35	0.74	0.55	1.32	0.76	0.57	1.66	0.60	0.36	1.05	0.95	0.90
<i>Sc. persicus</i> . . . . .	1.28	0.78	0.61	1.79	0.56	0.31	2.24	0.45	0.20	1.00	1.00	1.00
<i>Spermophilopsis leptodactylus</i> . . . . .	1.26	0.79	0.63	2.32	0.43	0.18	3.70	0.42	0.18	1.26	0.79	0.63
<i>Tamias sibiricus</i> . . . . .	0.83	1.20	1.95	1.35	0.74	0.55	1.26	0.79	0.63	0.70	1.44	2.08
<i>Citellus undulatus</i> . . . . .	0.73	1.38	1.90	1.97	0.51	0.26	1.77	0.56	0.32	0.79	1.27	1.61
<i>C. dauricus</i> . . . . .	0.76	1.32	1.74	1.64	1.61	0.37	1.78	0.56	0.32	0.76	1.31	1.73
<i>C. pygmaeus</i> . . . . .	0.66	1.52	2.30	1.16	0.86	0.74	1.07	0.98	0.87	0.58	1.73	2.96
<i>C. major</i> . . . . .	1.03	0.97	0.94	2.78	0.36	0.13	2.46	0.41	0.17	1.02	0.98	0.96
<i>Marmota sibirica</i> . . . . .	1.11	0.90	0.81	2.64	0.38	0.14	2.51	0.40	0.16	1.32	0.76	0.57
<i>M. caudata</i> . . . . .	1.49	0.67	0.45	2.42	0.41	0.17	2.54	0.39	0.16	1.17	0.85	0.73

и др., 1954). Если расширение площади начала и прикрепления может привести к увеличению силы мышцы, то прежде всего потому, что при прочих равных условиях от большой поверхности может начаться большее число волокон, каждое из которых способно развить какую-то силу сокращения. Естественно, что мышцы с большим числом волокон имеют и большую площадь опоры. Увеличение опоры, таким образом, вторично, и принимать его за один из основных источников возрастания мышечной силы — значит принимать следствие за причину. В то же время забыто замечание П. Ф. Лесгафта (1896), что увеличение поверхности начала и прикрепления мускулов может способствовать снижению внутримышечного давления при сокращении и тем самым приводит к улучшению кровоснабжения мышц, таким образом косвенно увеличивая силу сокращения.

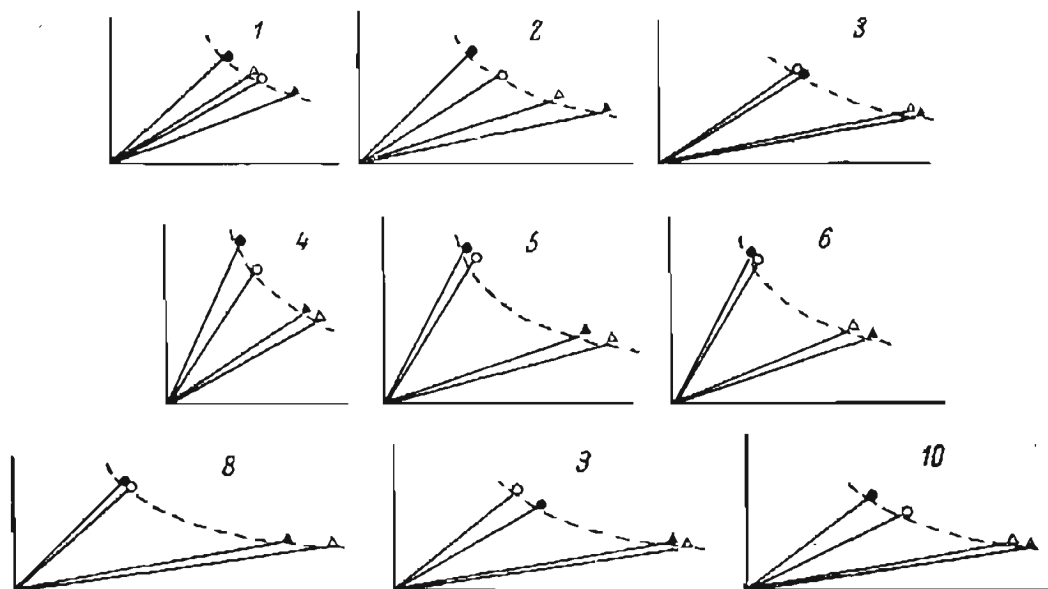


Рис. 11. Соотношение показателей силы (по оси абсцисс) и амплитуды сокращения (по оси ординат).

Светлые треугольники — длинная головка трехглавого, темные треугольники — надостного, темные кружки — большого круглого мускула, светлые кружки — длинная головка двуглавого мускула плеча. Арабские цифры соответствуют кольцам на рис. 7.

Иногда о степени развития опорных образований пытаются судить по так называемому сухожильно-мышечному отношению, т. е. по относительной длине внешних сухожилий (Веселова, 1954). Подобные суждения неправомерны, так как внешняя часть сухожилия не является местом прикрепления мышечных пучков и лишь пассивно передает тягу, развиваемую при сокращении мышечного брюшка, к месту прикрепления. Правда, перекидываясь через костные выступы и участвуя в образовании блоков, сухожилия могут менять направление приложения силы и тем самым способствовать созданию более выгодных условий ее проявления (MacConaill, 1949). Однако длина их не играет при этом никакой роли.

Исходя из анализа движений лазающих и роющих животных, можно было ожидать наибольшей степени различия в строении мускулов-разгибателей. Согласно законам механики, сила пропорциональна массе тела и ускорению, которое сообщается этой массе. Поэтому наиболее сильными мускулами должны обладать, во-первых, наиболее крупные животные и, во-вторых, наиболее быстрые. Следовательно, по развитию признаков строения, способствующих увеличению силы мышц, можно было в ряде случаев ожидать известного сходства сурков и белок.

Данные о степени развития опорных образований различных мышц приведены в табл. 6.

Протяженность опорных образований мышц (длина мышечного брюшка принята за 100)

Мышцы	Опорные образования	<i>Sciurus vulgaris</i>	<i>Sciurus persicus</i>	<i>Spermophilopsis leptodactylus</i>	<i>Tamias sibiricus</i>	<i>Citellus undulatus</i>	<i>Citellus dauricus</i>	<i>Citellus pygmaeus</i>	<i>Citellus major</i>	<i>Marmota sibirica</i>	<i>Marmota caudata</i>
<b>Deltoidaeus, pars scapularis</b>	Зеркало . . . . . Срастание с pars acromialis . . . .	24 35	46 22	40 12	20 33	19 31	33 33	25 30	37 41	15 —	37 26
<b>Deltoidaeus, pars acromialis</b>	Прикрепление к акромальному отростку . . . . . Зеркало . . . . . Срастание с pars scapularis . . . . Прикрепление к плечевой кости . .	21 43 52 74	23 50 53 62	28 27 64 32	29 56 60 70	35 53 62 38	37 22 36 66	36 30 78 53	30 38 77 47	38 37 34 51	35 49 58 53
<b>Supraspinatus</b>	Внутримышечное сухожилие . . .	70	67	66	60	52	62	56	68	65	70
<b>Infraspinatus</b>	Прикрепление к плечевой кости . . Зеркало . . . . .	7.6 64	8.4 57	9.4 54	6.5 44	8.0 48	9.3 44	— 53	19.7 36	9.2 72	8.4 63
<b>Teres minor</b>	Прикрепление к лопатке . . . . . Прикрепление к плечевой кости . .	37 18	30 19	37 16	38 18	46 14	61 17	30 19	— —	39 17	43 18
<b>Subscapularis</b>	Прикрепление к плечевой кости . . Срастание с m. teres major . . . .	16 57	11 65	12 54	11 30	14 47	14 35	20 46	— 38	13 50	15 48
<b>Tercus major</b>	Срастание с m. subscapularis . . . . Срастание с m. infraspinatus . . . . Срастание с m. latissimus dorsi . .	47 25 57	58 30 60	52 34 33	30 16 38	44 26 46	32 22 38	43 19 41	38 30 43	50 24 64	48 29 53

Таблица 6 (продолжение)

Мышцы	Опорные образования	<i>Sciurus vulgaris</i>	<i>Sciurus persicus</i>	<i>Spermophilopsis leptodactylus</i>	<i>Tamias sibiricus</i>	<i>Citellus undulatus</i>	<i>Citellus dauricus</i>	<i>Citellus pygmaeus</i>	<i>Citellus major</i>	<i>Marmota sibirica</i>	<i>Marmota caudata</i>
Teres major	Прикрепление к плечевой кости . . .	12	14	13	11	14	11	15	14	14	12
	Латеральное зеркало . . . . .	47	44	43	39	42	38	35	42	45	48
	Медialьное зеркало . . . . .	45	37	24	25	20	17	21	28	28	23
Coraco-brachialis longus	Поверхностное зеркало . . . . .	80	74	54	80	—	42	—	75	76	80
	Глубокое зеркало . . . . .	51	51	40	29	—	—	—	—	23	42
Biceps brachii	Внутримышечное сухожилие . . .	43	47	44	34	29	34	27	38	30	43
	Поверхностное зеркало . . . . .	47	63	38	38	40	39	36	37	44	52
	Глубокое зеркало . . . . .	53	56	54	46	41	32	33	37	41	56
Triceps brachii, caput longum	Прикрепление к лопатке . . . . .	19	17	26	16	20	25	21	27	22	25
	Медialьное, проксимальное зеркало (переднее) . . . . .	61	62	63	62	52	44	50	54	60	59
	Медialьное проксимальное зеркало (заднее) . . . . .	16	18	36	37	30	25	27	40	36	39
Triceps brachii, caput mediale	Глубокое дистальное зеркало . . .	58	55	53	48	43	46	48	44	44	52
	Латеральное дистальное зеркало . .	30	45	42	38	25	24	26	39	33	38
	Внутримышечное сухожилие . . .	76	72	66	66	65	63	64	66	63	64
	Медialьное зеркало . . . . .	55	38	34	—	—	—	—	—	45	38
	Заднее зеркало . . . . .	46	61	41	50	30	27	33	24	47	50
	Срастание с pars accessorius . . . .	—	8.6	—	—	—	11.3	—	16	12	—
	Прикрепление pars accessorius к плечевой кости . . . . .	28	26	33	21	9.2	30	—	35	17	20

У сурков, а в ряде случаев и у белок наблюдается большее развитие мест начала и прикрепления, а также сухожильных зеркал активных разгибателей плечевого и локтевого суставов. У сусликов опорные образования нередко развиты слабее. Тонкопалый суслик (активно роющее животное, способное к тому же к быстрым и точным движениям) по развитию опорных образований мышц примыкает обычно к белкам. Бурундук либо приближается к сусликам, либо сходен с белками, занимая, таким образом, промежуточное положение.

Общая тенденция, которая намечалась среди разгибателей, сохраняется в ряде случаев у сгибателей локтевого сустава, деятельность которых у лазающих форм связана со значительной силой при подтягивании тела. Среди сгибателей плечевого сустава опорные образования у белок оказываются нередко развитыми даже сильнее, чем у сурков.

Таким образом, можно видеть, что действительно имеется связь между развитием соединительнотканых образований, которые служат местом начала и прикрепления для мышечных волокон, и возможными силовыми качествами мускула.

Что же касается сухожильно-мышечного отношения, то установить четкую связь между длиной сухожилий и длиной всей мышцы в зависимости от функциональных особенностей мускула на изученном материале не удалось. Изменения сухожильно-мышечного отношения ряда мышц не зависят ни от предполагаемых силовых качеств мускулов, ни от общего характера двигательной деятельности животных. Нельзя связать их и с пропорциями конечностей в целом (см. статью Р. С. Поляковой, в настоящем сборнике, стр. 121). Видимо, длина сухожилий связана со многими факторами, среди которых играют роль, конечно, и пропорции конечности. Вполне возможно, что удлинение сегмента конечности сочетается с удлинением мускула прежде всего за счет его сухожильной части. Однако с развитием силы мышц, с увеличением числа и размера волокон, что связано в свою очередь с силой и амплитудой сокращения, мышечные пучки могут распространяться по сухожилию шире, захватывать его свободную поверхность и тем самым уменьшать его относительную длину. Таким образом, хотя сухожильно-мышечное отношение и связано с функциональными особенностями мускулов, оно не может служить показателем, удобным для оценки тех или иных сторон мышечной деятельности.

#### ОСОБЕННОСТИ МУСКУЛАТУРЫ ОТДЕЛЬНЫХ ИССЛЕДОВАННЫХ ВИДОВ

У обыкновенной белки по сравнению с типичными наземными норно-роющими видами (суслики и тарбаган) сильнее развиты сгибатели плечевого и, особенно, локтевого суставов, пронаторы плечевого и локтевого суставов, т. е. мышечные группы, деятельность которых обеспечивает подтягивание и удерживание тела при обхвате ветвей и стволов во время лазания по деревьям. Напомним, что у сусликов и тарбагана выделяются по степени развития разгибатели локтевого сустава, которые особенно нагружены при откапывании грунта.

При наличии сравнительно длинных конечностей относительная длина дистальных костно-мышечных рычагов у белки обычно меньше, чем у сусликов и тарбагана, особенно отчетлива разница между ними среди мышц-разгибателей локтевого сустава (Катинас, 1966). За счет этого у белки обеспечивается выигрыш в скорости, а у роющих форм — в силе движения. В то же время длина проксимальных костно-мышечных рычагов, обеспечивающих перемещение туловища при закрепленных конечностях, у белок меньше лишь для мышц локтевого сустава. Проксимальное плечо рычага мышц-сгибателей плечевого сустава у белок больше, чем у типичных

роющих форм, и этим достигается дополнительный выигрыш в силе при лазании по деревьям.

Внутренняя структура отдельных исследованных мускулов обыкновенной белки характеризуется значительным развитием опорных элементов, что способствует проявлению силовых качеств мышц. Развитие поверхностных зеркал и внутренних сухожилий у мышц, деятельность которых связана с большой силовой нагрузкой, отмечалось П. П. Преображенским (1941). Соотношение длины пучков и физиологического поперетника мускулов у белки таково, что обеспечивает работу как сгибателей, так и разгибателей с небольшим преобладанием силового режима сокращения, и поэтому разница между мускулами-антагонистами очень невелика.

У сусликов опорные образования развиты обычно слабее, чем у белки, но размер и расположение мышечных пучков обеспечивают разгибателям работу в более выраженном силовом режиме; работа же мышц-сгибателей совершается у сусликов преимущественно за счет изменения длины пучков.

Таким образом, в структуре мышц-антагонистов у сусликов отмечается резкая «полярность». У тарбагана внутренняя структура мышц также обеспечивает работу разгибателей с четким преобладанием силовых качеств, но «полярность» антагонистов выражена слабее, чем у сусликов. Сочетание указанных признаков, характеризующих костно-мышечные отношения, вес и структуру мышц, можно считать характерным для основных типов локомоции изучаемых животных.

Длиннохвостый сурок, которому в естественных условиях приходится постоянно лазать по камням и крутым склонам, уклоняется от тарбагана в сторону «лазающего типа». Это проявляется в большем развитии сгибателей и пронаторов суставов. Разгибатели суставов и супинаторы плечевого сустава развиты у него слабее, чем у тарбагана. Для отдельных мускулов в большинстве случаев наблюдается такая же зависимость. Длина костно-мышечных рычагов у длиннохвостого сурка по сравнению с тарбаганом слегка отклоняется в сторону лазающих форм лишь у мускулов — разгибателей плечевого сустава (дистальный рычаг), сгибателей локтевого сустава (проксимальный рычаг) и сгибателей плечевого сустава (проксимальный рычаг). По структуре мускулов длиннохвостый сурок почти не отличается от тарбагана.

Кавказская белка по развитию основных функциональных мышечных групп очень близка к обыкновенной белке, но все ее отличия, хотя и небольшие, направлены в сторону наземных форм. Те же особенности наблюдаются и в относительном весе отдельных мышц, которые иногда по этому показателю даже приближаются к мускулам сусликов и сурков. По развитию костно-мышечных рычагов большинство функциональных мышечных групп кавказской белки уклоняется тоже в сторону наземных форм, лишь проксимальный рычаг сгибателей плечевого сустава у нее не укорочен. По структуре мышц кавказская белка занимает обычно промежуточное положение между обыкновенной белкой и сусликами.

Тонкопалый суслик по соотношению веса основных функциональных групп мышц плечевого сустава тоже почти не отличается от обыкновенной белки, но достигается этот результат за счет развития иных мускулов (см. табл. 1). В отношении большинства функциональных групп мускулов локтевого сустава тонкопалый суслик сходен не с белкой, а с сусликами и сурками, и лишь по развитию пронаторов он близок к белке. По относительному весу отдельных мышц локтевого сустава тонкопалый суслик в большинстве случаев стоит в ряду наземных норно-роющих животных. По развитию костно-мышечных рычагов он не только не отклоняется от прочих роющих форм, но нередко превосходит многие из них по выраженности приспособления. Структура мускулов тонкопалого суслика обеспе-

чивает работу с отчетливым преобладанием силового компонента; полярность антагонистов выражена чрезвычайно четко.

У бурундука соотношение основных функциональных групп также в одних случаях приближается к белке, в других же — к суслику и сурку. Суммарный относительный вес всех мышечных групп плечевого, а также разгибателей и проваторов локтевого сустава сходен у него с наземными беличьими. По относительному весу сгибателей и супинаторов локтевого сустава бурундук занимает промежуточное положение. В то же время по относительному весу отдельных мускулов бурундук может не отличаться от белок, хотя в подавляющем большинстве случаев он либо входит в группу сусликов и сурков, либо занимает промежуточное положение. По величине костно-мышечных рычагов бурундук чаще всего приближается к роющим формам, но по особенностям некоторых функциональных мышечных групп почти не отличается от лазающих. Структура мышц бурундука создает разгибателям суставов возможность работы в меньшем силовом режиме, чем у роющих форм, а сгибателям — даже в меньшем, чем у белки. По степени различия между антагонистами бурундук занимает промежуточное положение.

Приведенное сопоставление особенностей отдельных видов показывает, что большинство признаков строения мышц исследованных животных обусловлено экологически. Это заключение заставляет критически подойти к высказываниям ряда зоологов, которые преуменьшали или даже отрицали значимость функционально-морфологического подхода. Ромер (Romer, 1922) писал, что для оценки филогенеза мускулатуры функция имеет очень небольшое значение. П. В. Терентьев (1947) полагал, что в процессе филогенеза адаптации мускулатуры осуществляются главным образом за счет изменения мест прикрепления, внутренняя же структура мускулов не играет решающей роли.

Наши исследования, выполненные на 10 видах беличьих, позволяют отклонить крайние воззрения. Пути адаптации мускулатуры к условиям существования животных чрезвычайно разнообразны и охватывают всевозможные признаки морфологической организации мышц, начиная с системного уровня и кончая деталями строения каждого мускула.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Веселова Н. А. 1954. К вопросу о возрастных изменениях мышц нижних конечностей человека в связи с принятием им вертикального положения. Изв. Естественно-научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, 26 : 32—43.
- Гамбарян П. П. 1953. Адаптивные особенности передних конечностей слепца (*Spalax leucodon nehringi* Satunin). Матер. по изуч. фауны АрмССР, 1. Изд. АН АрмССР, Ереван : 67—125.
- Гамбарян П. П. 1960. Приспособительные особенности органов движения роющих млекопитающих. Изд. АН АрмССР, Ереван.
- Громов И. М., Д. И. Бибииков, Н. И. Калабухов и М. Н. Мейер. 1965. Наземные беличьи (*Marmolinae*). Фауна СССР. Млекопитающие, нов. сер., 32, III, 2 : 1—323.
- Дружинин А. Н. 1941. Морфо-функциональный анализ мышц переднего пояса конечностей индийского слона. В сб.: Памяти акад. А. Н. Северцова, II, 2, Изд. АН СССР, М.—Л. : 240—298.
- Иванов С. В. 1951. Сравнительная анатомия мускулов плеча, действующих на предплечье через локтевой сустав. Тр. 5-го Всесоюзн. съезда анат., гистол. и эмбриол., Изд. АН СССР, М.—Л. : 373—375.
- Катинас Г. С. 1966. Величина костно-мышечных рычагов у грызунов семейства беличьих. Арх. анат. гистол. и эмбриол., 50, 1 : 49—53.
- Ковешникова А. К. 1924. Сравнительно-анатомическое исследование т. biceps brachii млекопитающих и анатомия нижнего прикрепления его у человека. Изв. научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, 9, 2 : 165—181.
- Ковешникова А. К., Е. А. Клебанова и Е. С. Яковлева. 1954. Очерки по функциональной анатомии человека. Учпедгиз, М.



- Лесгафт П. Ф. 1896. Анатомические очерки. Ежемесячное прилож. к журн. «Нива»: 329—342, 495—506.
- Лесгафт П. Ф. 1905. Основы теоретической анатомии, I. Изд. 2. СПб.
- Мячин Е. И. 1959. Сравнительно-анатомические исследования приводящей мускулатуры бедра у животных. Тр. Благовещенск. с./х. инст., 1 : 111—116.
- Никольская В. Н. 1954. Особенности строения конечностей некоторых млекопитающих в связи с лазающим образом жизни. Автореф. канд. дисс. Л.
- Преображенский П. П. 1941. Сравнительные анатомические данные по дорсальной мускулатуре поясничного отдела позвоночника домашних животных. Внутренняя структура, статодинамика. Тр. Вологодск. с./х. инст., III : 83—113.
- Самсонов Б. П. 1953. Типы строения костно-мышечной системы конечностей у некоторых грызунов в связи с их различной функциональной деятельностью. Автореф. канд. дисс. М.
- Соколов А. С. 1964. Строение мышц задней конечности у представителей семейства беличьих *Sciuridae*. Тр. ЗИН АН СССР, 20 : 283—318.
- Строганова А. С. 1958. Очерки экологии кавказской белки *Sciurus (Tenes) anomalus* Güld., 1792. Тр. ЗИН АН СССР, 25 : 304—320.
- Терентьев П. В. 1947. Соображения об эволюции мускулатуры позвоночных. Научн. бюлл. ЛГУ, 19 : 18—21.
- Bohmann L. 1939. Die grossen einheimischen Nager als Fortbewegungstypen. Z. Morphol. u. Ökol. Tiere, 35 : 317—388.
- Bryant M. D. 1945. Phylogeny of nearctic *Sciuridae*. Amer. Midland Naturalist, 33, 2 : 257—390.
- Н Hoffmann C. K., H. Weyenbergh. 1870. Die Osteologie und Myologie von *Sciurus vulgaris* L., verglichen mit der Anatomie der Lemuriden und des *Chiromys* und ueber die Stellung des letzteren im natürlichen Systema. Haarlem.
- Katzer E. 1956. Bau, Lage und Funktion des Musculus extensor carpi ulnaris bei den pentadaktylen Haussäugetieren. Acta Anat., 27 : 114—141.
- MacConaill M. A. 1949. The movements of bones and joints. 2. Function of the musculature. J. Bone a. Joint Surg., 31B : 100—104.
- Parsons F. G. 1894. On the myology of the Sciuromorphic and Hystriomorphic rodents. Proc. Zool. Soc. London, 1 : 251—296.
- Parsons F. G. 1896. The myology of rodents. Proc. Zool. Soc. London, 2 : 159—192.
- Peterka H. E. 1936. A study of the myology and osteology of tree sciurids with regard to adaption to arboreal, glissant and fossorial habits. Trans. Kansas Acad. Sci., 39 : 313—332.
- Romer A. S. 1922. The locomotor apparatus of certain primitive and mammallike reptiles. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 46 : 517—606.
- Schreiber H. 1929. Untersuchungen über die Facialismuskulatur einiger Nager. Morphol. Jahrb., 62 : 243—318.

И. М. Фокин

СРАВНИТЕЛЬНАЯ АНАТОМИЯ МЫШЦ ТАЗОВОЙ КОНЕЧНОСТИ  
РОДОВ SICISTA И SALPINGOTUS  
(К ПОЛОЖЕНИЮ ПОДСЕМЕЙСТВА CARDIOSCRANIINAE  
В СИСТЕМЕ DIPODIDAE)

ВВЕДЕНИЕ

Анатомия мышц грызунов давно привлекала внимание исследователей, как систематиков, обосновывающих филогенетические связи, так и функциональных морфологов, анализирующих форму и функцию мышц и мышечных комплексов, обусловленных спецификой локомоций. Тем не менее в настоящее время имеется сравнительно небольшое число работ, посвященных детальному описанию анатомии мышц того или иного семейства грызунов, хотя важность таких исследований при анализе отношений между родственными группами и их филогенетической преемственности очевидна.

Сведения по анатомии мышц представителей сем. *Dipodidae* мы находим в работах Парсонса (Parsons, 1894), Туллберга (Tullberg, 1899), Алезэ (Alezais, 1900), Хетта (Hatt, 1932), Хауэлла (Howell, 1932), Майнертца (Meinertz, 1944). Большинство перечисленных авторов на основе анализа некоторых групп мышц обосновывают связи *Dipodidae* внутри отряда грызунов. Следует отметить, что в этих работах имеются значительные расхождения как в наименовании мышц, так и в их характеристиках. Весьма подробное описание мускулатуры четырех родов семейства приводится в работе Клингенера (Klingener, 1964).

В настоящее время ни у кого нет сомнений в необходимости при филогенетических построениях использовать признаки, имеющие существенное функциональное значение (Юдин, 1964, 1965). Поэтому при анализе мускулатуры большинства родов сем. тушканчиков мы уделяем особое внимание анатомии мышц тазовой конечности. Как известно, эволюция названного семейства шла по пути специализации его представителей к бипедальному рикошетирующему бегу. Естественно, что мышечный аппарат тазовой конечности тушканчиков в процессе приспособления последних к столь своеобразному способу локомоции подвергался значительной перестройке. В связи с этим выяснение отличий в строении мышечных комплексов и отдельных мускулов у представителей семейства, находящихся на разных уровнях адаптации к рикошетирующему бегу, весьма важно для обоснования системы и выявления филогенетических связей внутри сем. *Dipodidae*. В этом отношении особый интерес представляет изучение мускулатуры тазовой конечности у представителей подсем. *Cardiocraniinae*.

В основополагающей монографии по систематике тушканчиков Б. С. Виноградов (1937) характеризует это подсемейство как своеобразную переходную ступень от мышеобразных предков семейства к настоящим тушканчикам, которые наряду с признаками высокой специализации обладают чертами, свойственными малоспециализированным формам подсем. *Zapodinae*. В настоящее время это положение оспаривается некоторыми авторами. Так, Н. А. Бобринский, Б. А. Кузнецов и А. П. Кузякин (1965) возводят подсем. *Zapodinae* в ранг семейства, выделяя пятипалых, трехпалых и карликовых тушканчиков в отдельное семейство — собственно *Dipodidae*. Клингенер (1964) считает, что данные остеологического исследования Б. С. Виноградова недостаточны для того, чтобы судить о родстве между родами *Sicista* и *Zapus*, с одной стороны, и настоящими тушканчиками — с другой, полагая, что изучение мускулатуры родов *Salpingotus* и *Cardiocranius* даст ответ на вопрос об соотношении этих двух групп семейства.

В настоящей работе мы попытались выяснить, существует ли какая-либо преемственность в строении и топографии мышц тазовой конечности представителей двух подсемейств — малоспециализированных *Zapodinae* (*Sicista*) и обладающих рядом признаков высокой специализации *Cardiocraniinae* (*Salpingotus*). Материалом для исследования послужили фиксированные в формалине 11 экз. *Salpingotus crassicauda* Vinogr., 9 — *Sicista betulina* Pall., 4 — *Sicista subrilis* Pall., 2 экз. — *Sicista caucasica* Vinogr. При анализе мускулатуры учитывались топография мышц, отношение их к соседним мускулам и фасциям, отмечались места прикрепления, форма и степень дифференцировки мышц, измерялась длина мышечного брюшка и его сухожилия, выявлялись наличие внутренних сухожилий и характер расположения мышечных пучков. При наименовании мускулов мы придерживались номенклатуры, применяемой в работах П. П. Гамбаряна (1960) и А. С. Соколова (1964).

## ОПИСАНИЕ МЫШЦ ЗАДНЕЙ КОНЕЧНОСТИ

### Мышцы тазобедренного сустава (табл. I, II)

Подвздошно-поясничная мышца — *m. ilio-psoas* — у сравниваемых родов состоит из двух мышц — *m. iliacus* и *m. psoas major*, которые разделяются с трудом. Большая поясничная мышца начинается от боковой поверхности тел поясничных позвонков. Как и *m. psoas minor*, у *Sicista* она значительно длиннее, чем у *Salpingotus*. Мышца у мышвок начинается от первого-второго поясничных позвонков, в то время как у *Salpingotus* — от пятого поясничного позвонка. *M. iliacus* у обоих родов крепится по вентральной поверхности крыла подвздошной кости и оканчивается, как у всех грызунов, на малом вертеле бедра.

Напрягатель широкой фасции бедра — *m. tensor fasciae latae* и поверхностная ягодичная мышца — *m. gluteus superficialis* у *Sicista* и *Salpingotus* представлены единым трудноразделимым комплексом. Иннервируются мышцы различными ягодичными нервами. *M. tensor fasciae latae* начинается от пояснично-спинной фасции над последним поясничным и первым крестцовым позвонками, а также от подвздошного гребня и краниальной трети вентрального края подвздошной кости. В отличие от других представителей сем. *Dipodidae* у *Sicista* и *Salpingotus* отсутствует краниальная часть этого мускула, которая располагается обычно на передней и медиальной поверхности бедра (как у многих других грызунов). Аналогичное строение этого мускула наблюдается у *Zapus* и *Narazapus* (Klin-

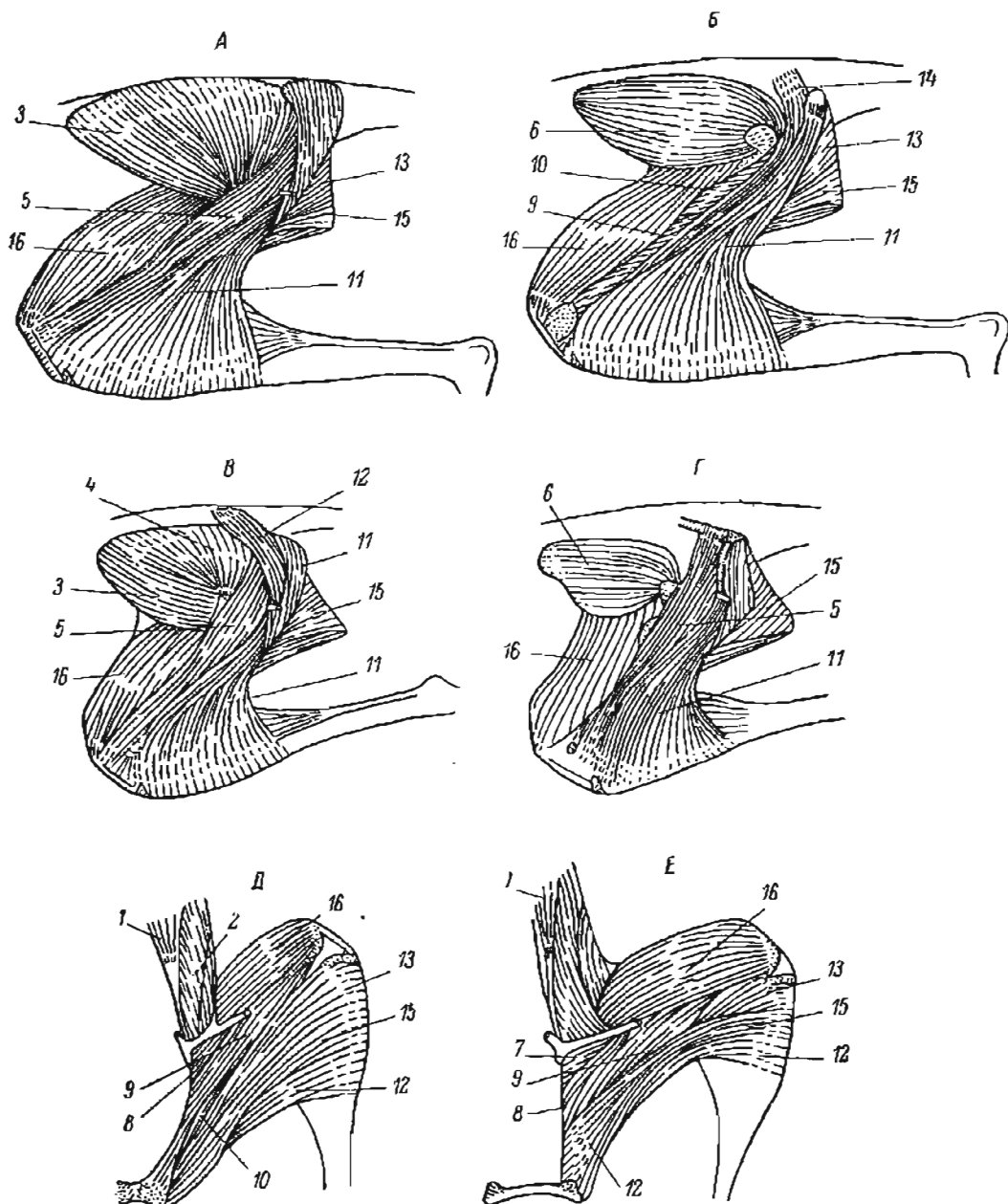
gener, 1964). У этих родов краниальные пучки мышцы по выходе на латеральную сторону бедра соединяются с волокнами, идущими от пояснично-спинной фасции и не заходят на медиальную поверхность бедра. Таким образом, отсутствие краниальной порции *m. tensor fasciae latae* характерно для всех примитивных тушканчиков. Оканчивается описываемая мышца на третьем вертеле бедра.

*M. glutaеus superficialis* начинается от пояснично-спинной фасции сверху первого, второго и третьего крестцовых позвонков. Каудальная порция мышцы скрывает большой вертел бедра, она более мясиста у *Salpingotus*, нежели у *Sicista*. Оканчивается мышца на заднебоковой поверхности третьего вертела бедренной кости. У *Salpingotus* в месте крепления к сильно развитому третьему вертелу мышца переходит в плоское короткое сухожилие. Следует отметить, что отделение *m. glutaеus superficialis* от *m. biceps femoris anterior* у обоих родов не представляет трудности.

Передняя двуглавая мышца — *m. biceps femoris anterior* у *Sicista* начинается фасциально от остистых отростков четвертого крестцового и первого хвостового позвонков. У нескольких исследованных экземпляров наблюдался хорошо развитый фасциальный тяж к остистому отростку последнего крестцового позвонка. Начало мышцы полностью скрыто под единственной головкой *m. semitendinosus*. Оканчивается мышца на латероплантарной поверхности бедра, непосредственно дистальнее третьего вертела, причем крепление распространяется по бедру вплоть до проксимальной части латерального мыщелка. Необходимо подчеркнуть, что у *Sicista* отсутствует сухожильный тяж мышц, обычно оканчивающийся на *patella*. У *Salpingotus* начало мышцы опускается дистально, так что мускул начинается от верхней части проксимального седалищного бугра седалищной кости и от сухожильного тяжа, связывающего седалищный бугор с поперечными отростками крестцовых позвонков. Оканчивается мышца на латеральном мыщелке бедренной кости. Как у большинства тушканчиков, у *Salpingotus* мышца отдает сухожильный тяж, который вливается в апоневроз колена. В то же время у *Salpingotus* отсутствует характерная для тушканчиков связь ее проксимального отдела с *m. semimembranosus*. Отделение *m. biceps femoris anterior* мышцы от *m. biceps femoris posterior* облегчается наличием между ними канала для *n. cutaneus posterior*. Клингнер (Klingener, 1964) называет эту мышцу *m. femorococygeus*, Хауэлл (Howell, 1932) и Фрей (Fry, 1961) — *m. glutaеus longus*.

Средняя ягодичная мышца — *m. glutaеus medius* — представлена у обоих родов двумя порциями. Одна из них, поверхностная, начинается от глубокой крестцово-поясничной фасции, между шестым поясничным и третьим крестцовым позвонками, от дорсального края крыла подвздошной кости, от подвздошного бугра и частично — от краниального отдела вентрального края подвздошной кости. Внутренняя порция берет начало от продольного гребня крыла подвздошной кости и почти от всей поверхности ее дорсальной впадины. Поверхностная порция мышцы оканчивается на проксимальной и медио-плантарной сторонах большого вертела бедра. Внутренняя часть вместе с *m. glutaеus minimus* оканчивается на передней поверхности большого вертела. У *Salpingotus* поверхностная порция мускула охватывает *m. glutaеus minimus* и крепится дополнительно к поверхностной фасции *m. ilio-psoas*. В отличие от представителей *Allactaginae* и *Dipodinae* как у *Sicista*, так и у *Salpingotus* практически отсутствует так называемый крючок, т. е. часть мышечных волокон *m. glutaеus medius*, оканчивающихся на задней поверхности проксимального отдела диафиза бедра.

Малая ягодичная мышца — *m. glutaеus minor* — у *Sicista* занимает весьма обширную площадь, прикрепляясь по латеральной поверхности тела безымянной кости от подвздошного бугра и далее краниально по вен-



Т а б л и ц а I.

Мышцы проксимального отдела тазовой конечности *Sicista* и *Salpingotus*.

А — *Sicista* (вид с латеральной стороны); Б — *Sicista* (вид с латеральной стороны; удалены *m. tensor fasciae latae*, *m. semitendinosus*, *m. gluteus superficialis*, *m. biceps femoris anterior*); В — *Salpingotus* (вид с латеральной стороны); Г — *Salpingotus* (вид с латеральной стороны; удалены те же мышцы, что и в табл. I, Б); Д — *Sicista* (вид с медиальной стороны); Е — *Salpingotus* (вид с медиальной стороны).

1 — *m. psoas minor*; 2 — *m. ilio-psoas*; 3 — *m. tensor fasciae latae*; 4 — *m. gluteus superficialis*; 5 — *m. biceps femoris anterior*; 6 — *m. gluteus medius*; 7 — *m. pectineus*; 8 — *m. adductor longus*; 9 — *m. adductor maximus*; 10 — *m. adductor brevis*; 11 — *m. biceps femoris posterior*; 12 — *m. semitendinosus*; 13 — *m. semimembranosus*; 14 — *m. praesemimembranosus*; 15 — *m. gracilis*; 16 — *m. quadriceps femoris*; 17 — *m. tenuissimus*; 18 — *m. gastrocnemius lateralis*; 19 — *m. gastrocnemius medialis*; 20 — *m. soleus* (a — дополнительная головка *m. gastrocnemius medialis*); 21 — *m. popliteus*; 22 — *m. tibialis anterior*; 23 — *m. tibialis posterior*; 24 — *m. flexor digitorum tibialis*; 25 — *m. flexor digitorum fibularis*.

тральной поверхности крыла подвздошной кости (ниже гребня крыла) вплоть до места крепления поверхностной части *m. gluteus medius* на маклаке. У *Salpingotus* эта мышца заходит значительно дорсальнее, нежели у *Sicista*, вытесняя начало *m. gluteus medius* кверху от гребня крыла безымянной кости. Оканчивается *m. gluteus minor* на вершине большого вертела бедра.

Грушевидная мышца — *m. piriformes* — у обоих сравниваемых родов берет начало от связки, соединяющей концы поперечных отростков крестцовых позвонков (начиная со второго), и от вентральной поверхности этих отростков, у *Salpingotus*, кроме того, и от поверхности подвздошной кости. Окончание мышцы — на медиальной стороне большого вертела, где ее волокна объединяются с волокнами *m. gluteus medius*.

Квадратная мышца бедра — *m. quadratus femoris* — у *Sicista* начинается от проксимального седалищного бугра, спускаясь по каудальному краю седалищной кости на половину расстояния до симфиза. Площадь крепления мышцы на тазе треугольной формы. У *Salpingotus* начало мышцы от проксимального седалищного бугра простирается дистально вплоть до симфиза (по отростку седалищной кости), так что мышца полностью закрывает с латеральной стороны *m. obturator externus*, в то время как у *Sicista* эта мышца скрыта лишь наполовину. Оканчивается *m. quadratus femoris* на проксимальной и латеральной сторонах большого вертела.

Наружная запирательная мышца — *m. obturator externus* — начинается на латеральной поверхности мембраны запирательного отверстия. Мышца заходит и на внутреннюю сторону безымянной кости, так как мембрана крепится в каудальной части седалищной кости, несколько отступя от края запирательного отверстия. Оканчивается мышца в вертлужной впадине бедра. Морфология мышцы у *Sicista* и *Salpingotus* идентична.

Внутренняя запирательная мышца — *m. obturator internus* — у *Sicista* хорошо развита. Начинается она от внутренней поверхности мембраны запирательного отверстия, занимая более половины площади всей мембраны. Мышца перегибается через дорсальный край седалищной кости и оканчивается сухожилием в межмышечковой впадине бедра. Дистальная часть мышечного сухожилия проходит в толще *mm. gemelli*. У *Salpingotus* мышца сильно редуцирована, весьма слаба, сливается с *mm. gemelli* и лишь незначительно заходит на внутреннюю сторону безымянной кости. Следует отметить, что аналогичную тенденцию к редукции, вплоть до полного исчезновения мышцы, мы наблюдаем у всех настоящих тушканчиков (*Allactaginae* и *Dipodinae*).

Близнечные мышцы — *mm. gemelli* — у сравниваемых родов начинаются на дорсальном крае седалищной кости, между *acetabulum* и местом крепления *m. quadratus femoris*. Границей между близнечными мышцами принято считать сухожилие внутреннего запирательного мускула. На самом деле разделение этих мышц не всегда осуществимо, ибо сухожилие может проходить внутри слившихся мускулов, и тем более невозможно в случае редукции *m. obturator internus*. Оканчиваются близнечные мышцы в вертлужной впадине бедра. У *Salpingotus* *mm. gemelli* вместе со значительно редуцированным *m. obturator internus* образуют трудно-разделимый комплекс.

Гребешковая мышца — *m. pectineus* — у *Sicista* берет начало от лонного бугра таза, с латеральной стороны она скрыта под *m. adductor longus*. Оканчивается мышца на плантарной поверхности бедра, ниже малого вертела. Крепление мышцы простирается вниз по бедру до уровня дистального окончания третьего вертела. У *Salpingotus* мышца оканчивается более концентрированно и в месте окончания малого вертела образует короткое плоское сухожилие.

Длинная приводящая мышца — *m. adductor longus* — начинается ниже гребешковой по вентральному краю лобковой кости, несколько прикрывая собой краниальную часть *m. adductor maximus*. Оканчивается мышца на плантарной стороне бедра, дистальнее окончания *m. pectineus*. Следует отметить, что у *Sicista* очень слабо развито сухожильное окончание мышцы, в то время как у *Salpingotus* оно составляет половину ее длины.

Большая приводящая мышца — *m. adductor maximus* (табл. I, В—Г, табл. II, Б) — как у *Sicista*, так и у *Salpingotus* разделяется на две головки,

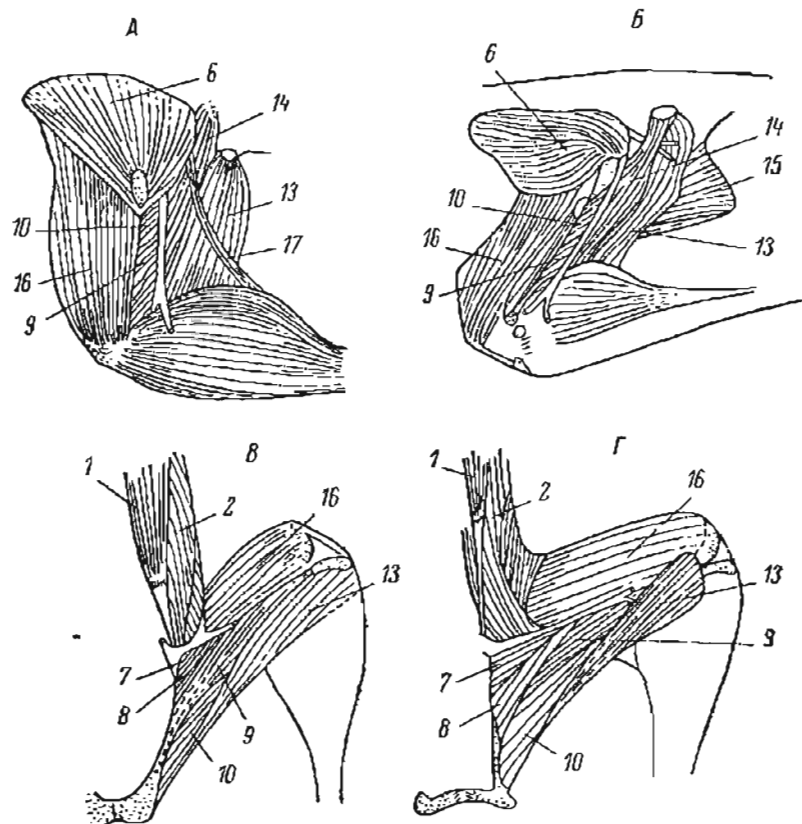


Таблица II.

Мышцы проксимального отдела тазовой конечности *Sicista* и *Salpingotus*.

А — *Sicista* (вид с латеральной стороны: удалены *m. biceps femoris anterior*, *m. biceps femoris posterior*, *m. semitendinosus*); Б — *Salpingotus* (вид с латеральной стороны: удалены те же мышцы, что и в табл. II, А); В — *Salpingotus* (вид с медиальной стороны: удалены *m. gracilis* и *m. semitendinosus*); Г — *Sicista* (вид с медиальной стороны: удалены те же мышцы, что и в табл. II, В). Остальные обозначения те же, что и в табл. I.

большую и малую, слитые в проксимальном отделе. У *Sicista* мышца начинается от латерально-вентральной поверхности *os. pubis* каудальнее начала *m. adductor longus* и распространяется до симфиза безымянных костей, где граничит с местом крепления *m. adductor brevis*. Оканчивается большая головка на плантарной поверхности бедра, ниже третьего вертела, распространяясь дистально до эпифиза бедра. Малая головка, представленная узким пучком волокон, проходит медиальнее и вливается в апоневроз колена в области нижнего эпифиза бедренной кости. У *Salpingotus* в связи с развитием характерных для рода отростков безымянных костей начало мышцы сдвинуто каудально. Мышца начинается на латерально-вентральной поверхности тазовых костей, на уровне заднего края запирающего отверстия. В отличие от *Sicista* у *Salpingotus* начало этой мышцы

не распространяется до симфиза, хотя занимает половину длины отростка ischiopubis. Большая и малая головки оканчиваются у *Salpingotus* так же, как и у *Sicista*, с той разницей, что у *Salpingotus* первая оканчивается на бедре значительно проксимальнее, так как у этого рода сильно развитый третий вертел сдвинут к верхнему эпифизу бедра. Клингнер (Klingener, 1964) именует эту мышцу m. adductor brevis, выделяя две головки — genicular part и femoral part, Фрей (Fry, 1964) называет их соответственно distal part и proximal part. Хауэлл (Howell, 1932) и Хилл (Hill, 1937) именуют малую головку m. gracilis anterior. Между тем топография и иннервация этого мускула свидетельствуют о несомненной его принадлежности к m. adductor maximus.

Короткая приводящая мышца — m. adductor brevis — у *Sicista* берет начало от латеральной поверхности дистального седалищного бугра и прикрыта в передней части m. adductor maximus, у *Salpingotus* — от каудовентральной поверхности отростка ischiopubis, простираясь краниально на половину ширины симфиза. У *Sicista* мышца оканчивается на плантарной поверхности третьего вертела и несколько ниже по бедренной кости. У *Salpingotus* крепление мышцы простирается значительно дистальнее, опускаясь на четыре длины основания третьего вертела, причем линия прикрепления мышцы к диафизу бедра составляет некоторый угол с его продольной осью.

Задняя двуглавая мышца бедра — m. biceps femoris posterior — начинается от латеральной поверхности проксимального седалищного бугра безымянной кости. Мышца у *Sicista* начинается коротким, плоским сухожилием. У *Salpingotus* она значительно длиннее, нежели у *Sicista*, составляет 20% длины всей мышцы и соединяется с сухожильным тяжем от седалищного бугра к поперечным отросткам крестцовых позвонков. Оканчивается мышца в фасции латеральной поверхности голени, прикрепляясь к гребню большой берцовой кости.

Тончайшая мышца — m. tenuissimus — начинается фасциально, в области продольно-поясничной фасции, на уровне последнего крестцового позвонка. Проходит между m. biceps femoris posterior и m. semimembranosus и вливается в фасцию латеральной поверхности голени, объединяясь с дистальными пучками m. biceps femoris posterior. У *Sicista* мышца весьма слаба, состоит из нескольких волокон. У *Salpingotus* она не обнаружена.

Полусухожильная мышца — m. semitendinosus — у *Sicista* имеет лишь одну головку, так же как у *Zapus* и *Narvaezapus* (Klingener, 1964). Начинается мышца фасциально между последним крестцовым и первым хвостовым позвонками. У *Salpingotus*, как и у большинства тушканчиков, мышца разделяется на две головки, одна из которых берет начало от остистого отростка последнего крестцового позвонка (аналогично началу мышц у *Sicista* и *Zapus*), вторая — от проксимального седалищного бугра. На уровне разделения головок мышцы у *Salpingotus* имеется мышечный тяж к m. biceps femoris posterior (как у всех *Allactaginae* и *Dipodinae*). Оканчивается мышца на нисходящей части гребня большой берцовой кости, дистальнее m. gracilis. У *Sicista* и *Salpingotus* эта мышца образует задний край бедра, в то время как у большинства тушканчиков (за исключением рода *Pygerethmus*) проксимальный отдел мускула скрыт охватывающим его m. semimembranosus) в месте срастания последнего с m. biceps femoris anterior).

Полуперепончатая мышца — m. semimembranosus — у *Sicista* начинается от каудального края безымянной кости, от вершины седалищного бугра, распространяясь дистально до середины шовной ветви os ischii. Оканчивается мышца на медиальной поверхности большой берцовой кости, выше m. gracilis. В отличие от *Sicista* у *Salpingotus* начало мышцы более



концентрированно. Она начинается от латеральной и каудо-проксимальной поверхности проксимального седалищного бугра, причем крепление ее по шовной ветви *os ischii* дистально не распространяется. Оканчивается мышца на медиальном мыщелке большой берцовой кости и (в отличие от *Sicista*) дополнительно на плантарной стороне бедра над медиальным мыщелком.

Предполуперепончатая мышца — *m. praesemimembranosus* — у *Sicista* начинается от продольно-поясничной фасции несколько ниже вершины остистого отростка первого хвостового позвонка. Начало ее закрыто лежащими латеральнее *m. semitendinosus* и, частично, *m. biceps femoris anterior*. Мышца лежит каудальнее кожного нерва бедра (*n. cutaneus femoris caudalis*). В дистальной трети эту мышцу прободают подколенные сосуды, разделяющие мускул на две головки, оканчивающиеся на плантарной поверхности дистального отдела бедренной кости. Одна из них прикрепляется непосредственно ниже *m. adductor maximus*, в центре проксимального конца диафиза кости, вторая, более развитая, — на медиальном надмыщелке и мыщелке бедра. Латеральная головка *m. praesemimembranosus* у нескольких экземпляров *Sicista* была весьма слаба или отсутствовала вовсе. Подобное индивидуальное отклонение привело Клингенера (Klingener, 1964) к неверному выводу о полной редукции латеральной головки этого мускула у *Sicista*.

У *Salpingotus* начало мышцы опускается дистально. Мышца начинается широким сухожилием от проксимального седалищного бугра и оканчивается, как и у *Sicista*, на медиальном надмыщелке бедра и нижнем конце диафиза бедренной кости. Изучение вариаций топографии вышеописанного мускула у различных групп грызунов представляет особый интерес. В результате анализа сравнительной анатомии мышц у *Sigmodon*, *Orizomys*, *Neotoma* и *Peromyscus (Cricetinae)* Ринкер (Rinker, 1954) пришел к выводу, что *m. praesemimembranosus* представляет собой не что иное, как комплекс слившихся мышц, который может быть легко разделен начиная от точки прободения этой мышцы подколенными сосудами. В результате такого разделения образуются две различные мышцы, одну из которых, берущую начало от первого хвостового позвонка или от подвздошной кости и идущую латерально по отношению к *n. cutaneus femoris caudalis*, Ринкер называет *m. caudofemoralis*, а мышцу, расположенную медиальнее нерва, — собственно *m. praesemimembranosus*. Хилл (Hill, 1934) считает, что *m. caudofemoralis* и *m. praesemimembranosus* гомологичны и представляют собой единый мускул, отношение которого к каудальному кожному нерву бедра неодинаково в разных группах грызунов. Нам представляется наиболее приемлемой точка зрения Хилла. Дело в том, что даже в пределах одного семейства (в нашем случае *Dipodidae*) наблюдается изменение как точек крепления, так и топографии предполуперепончатой мышцы по отношению к *n. cutaneus femoris caudalis*. Например, при анализе мускулатуры тазовой конечности в ряду родов *Sicista*—*Salpingotus*—*Pygerethmus*—*Alactagulus*—*Allactaga* наблюдается последовательное изменение топографии точек крепления этого мускула. Если у *Sicista* мышца начинается от пояснично-спинной фасции, т. е. значительно дорсальнее безымянной кости, то у *Salpingotus* и *Pygerethmus* наблюдается отхождение ее от проксимального седалищного бугра. У *Alactagulus* и *Allactaga* (так же как и у всех *Dipodinae*) точка крепления мышцы к тазу продвигается краниально по гребню горизонтальной ветви седалищной кости; мышца прирастает к заднему краю проксимального отдела *m. quadratus femoris*. У *Sicista*, *Salpingotus* и *Pygerethmus* мышца проходит латерально по отношению к каудальному нерву бедра. У *Alactagulus* нерв прободает проксимальный отдел мускула, так что часть волокон последнего соединяется с *m. quadratus femoris*, в то время как волокна, идущие латеральнее нерва, образуют сухожилие,

крепящееся на гребне горизонтальной ветви седалищной кости. У *Allactaga* и *Dipodinae* основная часть волокон мускула прирастает к *m. quadratus femoris*, и лишь слабый прозрачный фасциальный тяж, лежащий латеральнее нерва, вливается в фасцию *m. biceps femoris posterior*, который начинается от гребня седалищной кости.

Из вышеизложенного ясно, что у тушканчиков *m. praesemimembranosus* представлен единым мускулом, топография которого последовательно изменяется в ряду представителей семейства по мере их специализации, выражающейся в особенностях локомоции.

Задняя полуперепончатая мышца — *m. semimembranosus posterior* — у *Sicista* начинается от каудального края безымянной кости (от проксимального седалищного бугра), распространяясь дистально до уровня середины запирающего отверстия. Оканчивается она в проксимальном отделе медиального гребня большой берцовой кости. Мышца граничит с *m. gracilis*. У *Salpingotus* мышца начинается более концентрированно, лишь от латеро-проксимального края седалищного бугра, и дистальнее не заходит. В отличие от *Sicista* у *Salpingotus*, как и у большинства высокоспециализированных тушканчиков, основная часть волокон мышцы оканчивается не на голени, а на плантарной поверхности дистального отдела диафиза бедра, непосредственно над медиальным его мыщелком, и лишь незначительная часть волокон мышцы — на медиальном мыщелке большой берцовой кости. Фасция мышцы входит в апоневроз колена.

Стройная мышца — *m. gracilis* — отходит у *Sicista* от каудального края безымянной кости непосредственно дистальнее *m. semimembranosus posterior*, распространяясь дистально вплоть до симфиза безымянных костей (на самый симфиз не заходит). Линия крепления к тазу лежит каудальнее начала *m. quadratus femoris* и *m. obturator externus*. Оканчивается мышца на медиальном гребне большой берцовой кости, между *m. semimembranosus posterior* и *m. semitendinosus*. У *Salpingotus* начало мышцы резко отлично. Она начинается не от заднего края таза, а крепится на отростке *ischiorubis*, несколько выше симфиза, и распространяется проксимально по переднему краю отростка до уровня запирающего отверстия. В проксимальной и дистальной точках крепления мышцы к отросткам тазовых костей наблюдается непосредственное прикрепление мышечных волокон к кости, центральная же часть мускула отходит от краниального края отростка *ischiorubis* фасциально. Оканчивается мышца, как и у *Sicista*, на медиальном гребне большой берцовой кости, налегая на *m. semitendinosus*.

#### Мышцы коленного сустава (табл. I, IV)

Подколенная мышца — *m. popliteus*, — как и у всех грызунов, у тушканчиков начинается на латеральном надмыщелке бедра. Оканчивается у *Sicista* на медиальном гребне большой берцовой кости, распространяясь дистально на треть длины *tibia*. Мышца охватывает проксимальную часть *mm. flexor digitorum fibularis*, *flexor digitorum tibialis*, *tibialis posterior*. У *Salpingotus* мышца развита значительно слабее, оканчивается на плантарной поверхности *tibia*, не достигая медиального гребня (*cristae medialis*) кости, и опускается от эпифиза дистально лишь на  $\frac{1}{4}$  —  $\frac{1}{5}$  длины большой берцовой кости. На медиальной поверхности голени окончание этой мышцы полностью скрыто увеличенным *m. flexor digitorum fibularis*, в чем проявляется основное отличие ее топографии у *Salpingotus*.

Четырехглавая мышца бедра — *m. quadriceps femoris*, — подобно остальным млекопитающим, у тушканчиков состоит из четырех головок, объединяющихся в дистальной части в единое мощное сухожилие, которое

оканчивается на коленной чашечке; последняя в свою очередь через прямые связки колена прикрепляется к бугру большой берцовой кости.

Прямая головка, или прямая мышца бедра, — *m. rectus femoris* — лежит между латеральной и медиальной головками. Как у *Sicista*, так и у *Salpingotus* начинается прочным сухожилием от бугра подвздошной кости и дорсо-краниального края *acetabulum*.

Латеральная головка мышцы — *m. vastus lateralis* — берет начало от краниальной поверхности большого вертела, а у *Salpingotus* — и от латеральной. У *Sicista* крепление опускается вниз по бедру до уровня дистальной части третьего вертела.

Медиальная головка — *m. vastus medialis* — у *Sicista* отходит от передней поверхности малого вертела и медио-дорсальной стороны верхней трети бедра. У *Salpingotus* мышца начинается лишь от передней поверхности малого вертела.

Промежуточная головка — *m. vastus intermedius* — у *Sicista* отходит от нижней половины дорсальной поверхности бедра, у *Salpingotus* эта головка значительно длиннее, начинается на передней поверхности большого вертела и на нижней трети дорсальной поверхности бедра, так что мускул распространяется по всей длине бедренной кости. Как было указано выше, все четыре головки четырехглавой мышцы объединяются в единое сухожилие, оканчивающееся на коленной чашечке.

#### Мышцы голеностопного сустава и пальцев (табл. III, IV, А, Б)

Трехглавая мышца голени — *m. triceps surae* — включает икроножную — *m. gastrocnemius* и камбаловидную — *m. soleus*. Икроножная мышца представлена двумя головками — латеральной и медиальной — *mm. gastrocnemius lateralis et medialis*. Они начинаются на соответствующих везикулярных костях надмыщелков бедренной кости. У *Salpingotus* головки хорошо отделяются друг от друга и переходят в дистальной части в самостоятельные уплотненные сухожилия, оканчивающиеся на пяточном бугре. Характерная особенность этой мышцы у *Salpingotus* — наличие дифференцированной дополнительной головки медиальной икроножной мышцы. Она начинается на латеральной везикулярной кости, объединяясь своей проксимальной четвертью с латеральной головкой икроножной мышцы. Дополнительная головка образует задний край голени и вливается в сухожилие *m. gastrocnemius medialis*. У *Sicista* латеральная и медиальная головки объединены в дистальной части, и их разделение намечено лишь прозрачной сухожильной пластинкой в месте отхождения Ахиллова сухожилия. Дополнительная головка у *Sicista* отсутствует.

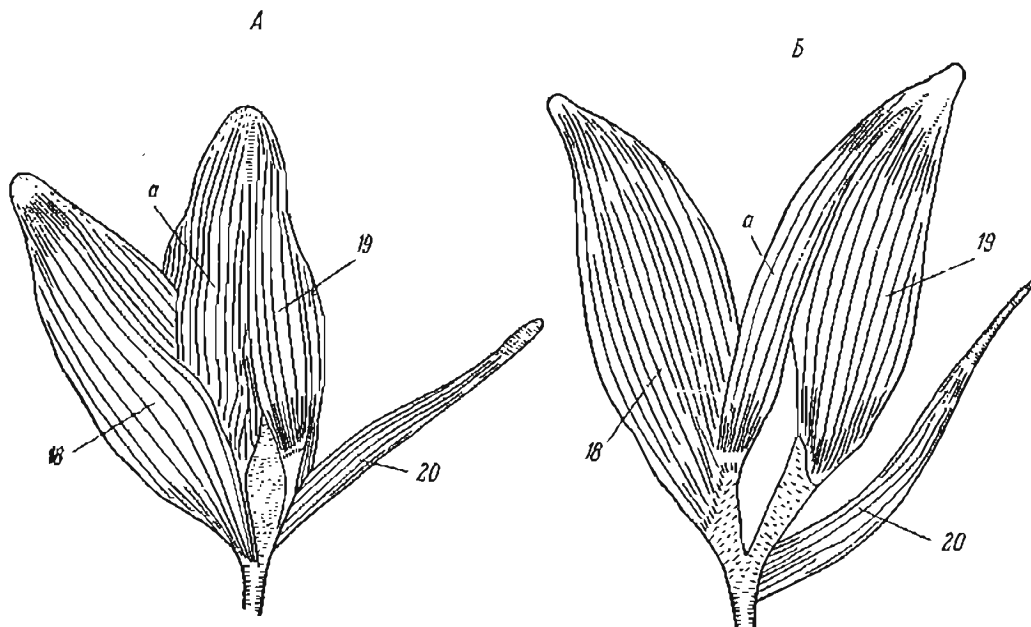
Камбаловидная мышца — *m. soleus*, развитая сильнее у *Salpingotus*, начинается сухожилием на головке малой берцовой кости. У *Sicista* эта мышца объединяется в проксимальном отделе с *m. gastrocnemius lateralis*, у *Salpingotus* непосредственно вливается в *t. calcaneus s. Achillis*.

Подопянная мышца — *m. plantaris* — отходит от латеральной везикулярной кости, в проксимальном отделе срастается с *m. gastrocnemius lateralis*. Сухожилие мышцы выходит наружу из-под *t. calcaneus* на уровне его проксимального отдела и опускается дистально параллельно ему с медиальной стороны. Затем сухожилие *m. plantaris* пересекает *t. calcaneus* и лежит снаружи. Сухожилие огибает пяточный бугор в специальном желобке. У *Salpingotus* хорошо развиты связки, фиксирующие сухожилие *m. plantaris* на пяточном бугре и крепящиеся на его латеральной и медиальной поверхности. На стопе сухожилие *m. plantaris* переходит непосредственно в *m. flexor digitorum brevis*.

Малоберцовый сгибатель пальцев — *m. flexor digitorum fibularis* — начинается от задней внутренней поверхности головки малой берцовой

кости, от межкостной мембраны. Медиально мышца граничит с *m. tibialis posterior*. На дистальном эпифизе большой берцовой кости сухожилие мышцы располагается в специальном желобе медиальной лодыжки *tibia*. У *Sicista* сухожилие проходит между ветвями сухожилий *m. flexor digitorum brevis*, у *Salpingotus* — прободает сухожилия этого мускула. Оканчивается мышца на специальной сезамовидной косточке когтевой фаланги трех центральных пальцев. У *Salpingotus* мышца в несколько раз больше, нежели у *Sicista*. Связь ее с *m. flexor digitorum tibialis* рассматривается ниже.

Большеберцовый сгибатель пальцев — *m. flexor digitorum tibialis* — начинается у *Sicista* непосредственно под медиальным мыщелком большой берцовой кости, распространяясь по медиальному гребню последней



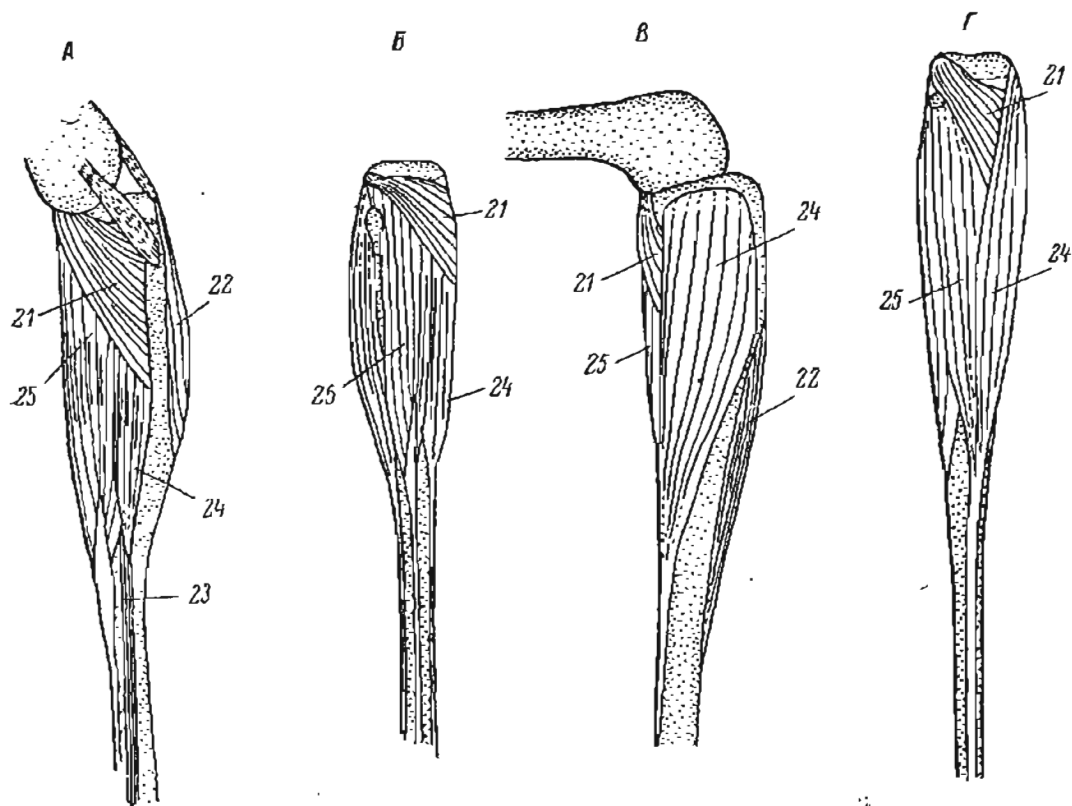
Т а б л и ц а III.

Трехглавая мышца голени *Sicista* и *Salpingotus* (препарат).

A — *Sicista*; B — *Salpingotus*.

на  $\frac{1}{3}$  ее длины. Как и у большинства тушканчиков, проксимальная треть мышцы скрыта под *m. popliteus*. Размеры и топография этой мышцы у *Salpingotus* и *Sicista* резко различаются и уникальны среди представителей *Dipodidae*. У *Salpingotus* мышца начинается непосредственно дистальнее эпифиза большой берцовой кости, занимая всю медиальную поверхность проксимальной четверти кости. Мышца проходит сверху *m. popliteus*, полностью скрывая его, так же как и *m. tibialis posterior* (на медиальной поверхности голени). В своей дистальной части мышца налегает на *m. flexor digitorum fibularis*. У *Sicista* сухожилие *m. flexor digitorum tibialis* на уровне добавочной кости предплюсны разделяется на две ветви. Одна оканчивается на сезамовидной полулунной кости, от которой в свою очередь отходит дистально плоский сухожильный тяж к основанию заднего внутреннего бугорка подошвы. Вторая ветвь выходит на плантарную сторону стопы, чтобы слиться с мощным сухожилием *m. flexor digitorum fibularis* на уровне проксимальной трети метаподия первого пальца. У *Salpingotus* сухожилия *m. flexor digitorum fibularis* и *m. flexor digitorum tibialis* сливаются значительно проксимальнее, т. е. в области голени. У четырех из семи просмотренных экземпляров сухожилия оказались слитыми непосредственно по выходе из мышечного брюшка, у остальных — в области пяточного бугра. Следует отметить, что у *Sicista* сухожи-

лия *m. flexor digitorum tibialis* и *m. tibialis posterior* проходят по медиальной поверхности голени и в дистальной части ее лежат в специальном желобе медиальной лодыжки большой берцовой кости. У *Salpingotus* слившиеся сухожилия *m. flexor digitorum tibialis* и *m. flexor digitorum fibularis* проходят по задней поверхности *tibia*, а по желобу в медиальной лодыжке на стопу выходит лишь сухожилие *m. tibialis posterior*. Как у *Sicista*, так и у *Salpingotus* сухожилие мускула тянется внутри мышечного брюшка вплоть до его проксимального отдела.



Т а б л и ц а IV.

Мышцы голени *Sicista* и *Salpingotus* (*m. triceps surae* удален).

А — *Sicista* (вид с медиальной стороны); Б — *Sicista* (вид с плантарной стороны); В — *Salpingotus* (вид с медиальной стороны); Г — *Salpingotus* (вид с плантарной стороны).

Задняя большеберцовая мышца — *m. tibialis posterior* — начинается у *Sicista* на плантарной поверхности *tibia*, между латеральным и медиальным мышцелками, и прикрепляется по медиальному гребню большой берцовой кости. Мышца переходит в сухожилие на уровне слияния берцовых костей. Это сухожилие лежит в желобке медиальной лодыжки совместно с сухожилием *m. flexor digitorum tibialis* и, пройдя под поперечной связкой голени, прикрепляется к проксимальной части добавочной кости. В отличие от *Sicista*, у *Salpingotus* мышца начинается в области прикрепления головки малой берцовой кости к проксимальному эпифизу *tibia*. Небольшое число волокон мышцы отходит от головки малой берцовой кости. Мышца под значительным углом (большим, нежели у *Sicista*) пересекает заднюю поверхность *tibia* и по медиальному гребню ее опускается дистально. Мышца полностью скрыта под гипертрофированным *m. flexor digitorum tibialis* и оканчивается у *Salpingotus* на проксимальном конце рудимента медиального метаподия.

Передняя большеберцовая мышца — *m. tibialis anterior* — как у *Sicista*, так и у *Salpingotus* берет начало от латерального мышцелка, латераль-

ной поверхности *tibia* и от проксимальной поверхности гребня большой берцовой кости. У *Salpingotus* мышца развита гораздо мощнее, нежели у *Sicista*, и имеет на внутренней поверхности хорошо выраженное углубление, где помещаются головки *m. extensor digitorum longus* и *m. extensor hallucis longus*. Сухожилия этих мышц и сухожилие *m. tibialis anterior* лежат в общем желобе большой берцовой кости. Оканчивается мышца у *Sicista* на специальной шероховатости проксимального отдела первой плюсневой кости, а у *Salpingotus* — на дистальном конце рудимента первого метаподия.

Длинный разгибатель пальцев — *m. extensor digitorum longus* — у *Sicista* начинается сухожилием на латеральном мыщелке бедра, дистальнее мышца прикрепляется и к головке малой берцовой кости. Конечное сухожилие мускула, пройдя под поперечной большеберцовой связкой (*lig. cruris transversum*), разделяется на четыре сухожилия, расходящихся всером на уровне середины метаподий. Латеральное сухожилие оканчивается на когтевой фаланге пятого пальца, отдавая фасциальный тяж к основанию четвертого. Медиальное сухожилие оканчивается на когтевой фаланге второго пальца. Оба центральных сухожилия, связанных между собою особенно тесно, оканчиваются на третьем и четвертом пальцах, причем сухожилие, идущее к третьему пальцу, отдает фасциальную веточку ко второму. У *Salpingotus* верхнее крепление мышцы на большой берцовой кости выражено более концентрировано. Большинство волокон начинается на задней и латеральной поверхностях проксимального отдела кости, некоторые берут начало от межкостной мембраны под головкой *tibia*. Мышечная часть мускула равна половине длины *tibia*. В отличие от *Sicista* у *Salpingotus* сухожилие делится на три ветви. Медиальная идет к когтевой фаланге второго пальца. Центральная ветвь, лежащая поверх остальных и развитая наиболее сильно, на уровне проксимального отдела метаподий раздваивается: латеральный тяж оканчивается на проксимальной части второй фаланги четвертого пальца, отдавая фасциальную веточку к среднему пальцу, медиальный тяж оканчивается на второй фаланге второго пальца. Третья ветвь, лежащая под предыдущими, оканчивается на третьем пальце.

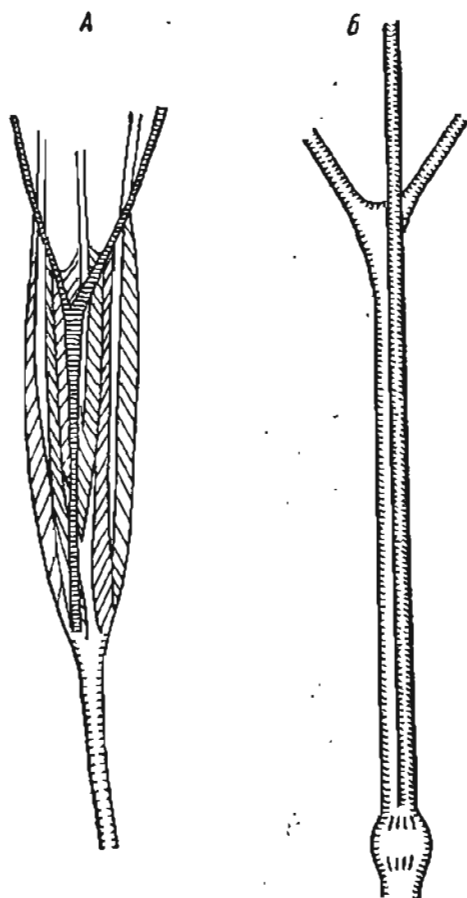
Длинный разгибатель первого пальца — *m. extensor hallucis longus* — очень слаб у *Sicista*. Начинается он на межкостной мембране несколько дистальнее головки *fibula*. Мышца полностью скрыта под *m. tibialis anterior* и *m. extensor digitorum longus*. Тонкое сухожилие мышцы оканчивается на латеральной поверхности первой фаланги первого пальца. У *Salpingotus* мышца отсутствует.

Длинная малоберцовая мышца — *m. peroneus longus* — у обоих родов начинается на передней поверхности головки малой берцовой кости, лежит впереди остальных малоберцовых мышц. В дистальной части голени сухожилие мышцы отделяется от сухожилий малоберцовых мышц и проходит в специальном желобе *malleolus lateralis* большой берцовой кости, после чего выходит на плантарную сторону стопы, пересекает ее и, пройдя впереди пяточной кости, у *Sicista* оканчивается на специальном отростке проксимального отдела первой плюсневой кости, у *Salpingotus* — на дистальном конце рудимента этой кости.

Короткая малоберцовая мышца четвертого пальца — *m. peroneus digiti quarti* — у *Sicista* берет начало от латеральной поверхности *fibula*, занимая три четверти ее дистального отдела. У *Salpingotus* начало мышцы простирается проксимальнее, так что часть волокон отходит от головки малой берцовой кости. Тонкое сухожилие мышцы переходит на стопу совместно с сухожилиями других малоберцовых мышц и оканчивается у *Sicista* на латеральной поверхности второй фаланги четвертого пальца, у *Salpingotus* — на когтевой фаланге этого пальца.

Малоберцовая мышца пятого пальца — *m. peroneus digiti quinti* — начинается у *Sicista* от головки малой берцовой кости, оканчивается сухожилием на латеральной поверхности проксимального отдела третьей фаланги пятого пальца. У *Salpingotus* в связи с редукцией пятого пальца мышца отсутствует.

Короткий сгибатель пальцев — *m. flexor digitorum brevis* (см. рисунок) — у *Sicista* начинается сухожилием, тесно связанным с поверхностным апоневрозом стопы (особенно с латеральной стороны). На уровне



Короткий сгибатель пальцев *Sicista* и *Salpingotus*.

А — *m. flexor digitorum brevis Sicista*;  
Б — *m. flexor digitorum brevis Salpingotus*.

проксимального отдела метаподий сухожилие переходит в многоперистое мышечное брюшко, в свою очередь отдающее три сухожилия, оканчивающихся на трех средних пальцах. Сухожилия, идущие к каждому пальцу, раздваиваются на уровне проксимального отдела третьей фаланги пальцев и, не соединяясь вновь (в отличие от других тушканчиков), оканчиваются сезамовидными хрящами на основании второй фаланги. От плантарной поверхности проксимального отдела мышечного брюшка несколько медиально берет начало дополнительная головка *m. flexor digitorum brevis*, отмеченная нами только у *Sicista*. В виде нежного уплощенного сухожильного тяжа эта головка лежит на поверхности основного мышечного брюшка мышцы, разделяясь на уровне дистального окончания последнего на две ветви. Одна из них оканчивается на медиальной поверхности второй фаланги второго пальца, другая — на латеральной стороне второй фаланги четвертого пальца. Обе ветви сухожилия тесно связаны с кожей пальцев. Клингенер (Klingener, 1964) обнаружил у *Sicista* лишь одну головку *m. flexor digitorum brevis*.

У *Salpingotus*, как и у всех *Dipodidae*, за исключением *Sicista* и *Zapus*, *m. flexor digitorum brevis* превращается в сухожильный тяж, полностью лишенный мышечных волокон. В отличие от *Sicista* у *Salpingotus* сухожилие, отходящее от пяточного бугра, делится на два непосредственно по выходе на плантарную поверхность стопы. Дистальное сухожилие идут параллельно и лишь на уровне проксимального отдела метаподий сухожилие, лежащее медиально, проходит поверх латерального (если рассматривать препарат с плантарной стороны стопы). Медиальное сухожилие оканчивается на основании второй фаланги центрального пальца, в то время как латеральное, разделившись на уровне одной пятой дистальной части метаподий, оканчивается на втором и четвертом пальцах. Сухожилия ко всем трем пальцам у *Salpingotus* прободаются *m. flexor digitorum fibularis*, что имеет место у всех специализированных родов семейства.

Интересно, что у *Pygerethmus* и *Alactagulus* мы обнаружили аналогичное разделение *m. flexor digitorum brevis* на два сухожилия, в то время как у *Allactaga* и *Dipodinae* мышца замещается единым неразделимым сухожильным тяжом. Говорить о гомологии частей *m. flexor digitorum*



*brevis* у *Sicista* и *Salpingotus* несколько затруднительно, по-видимому, двойной сухожильный тяж у *Salpingotus* гомологичен перистой головке этого мускула у *Sicista*. Логично предположить, что в процессе приспособления архаичных *Dipodidae* к рикошетирующему бипедальному бегу редукция мышечных волокон *m. flexor digitorum brevis* привела к образованию сквозных сухожильных тяжей.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты анализа строения и топографии мускулатуры тазовой конечности представителей двух подсемейств — *Zapodinae* (*Sicista*) и *Cardiocraniinae* (*Salpingotus*) показали, что для *Salpingotus* характерно наличие особенностей, присущих мускульной системе задней конечности малоспециализированных форм (*Sicista*, *Zapus*). В то же время определенная степень специализации *Salpingotus* несомненна, о чем говорят многие существенные признаки, характерные для настоящих тушканчиков.

Как было указано выше, у *Sicista* и *Salpingotus* отсутствует краиальная порция *m. tensor fasciae latae* — характерная черта примитивных *Dipodidae*, наблюдаемая также у *Zapus* и *Naraozapus* (Klingener, 1964). У обоих родов отсутствует так называемый крючок — часть мышечных волокон *m. gluteus medius*, оканчивающихся у настоящих тушканчиков на задней поверхности большого вертела и на проксимальном отделе диафиза бедренной кости. Как у *Sicista*, так и у *Salpingotus* *m. semitendinosus* образует задний край бедра, в то время как у большинства тушканчиков (за исключением *Pygerethmus*) проксимальный отдел мускула скрыт охватывающей его в этом отделе полуперепончатой мышцей. У рассмотренных родов *m. semimembranosus posterior* в проксимальном отделе не срастается с *m. biceps femoris anterior*, у специализированных тушканчиков, напротив, проксимальные отделы этих мышц, как правило, соединены. Весьма показательно также, что у *Sicista* и *Salpingotus* *m. praesemimembranosus* лежит латеральнее *n. cutaneus femoris caudalis*, в то время как у специализированных форм каудальный кожный нерв бедра прободает начало *m. praesemimembranosus* и проходит практически латерально по отношению к нему, ибо сверху нерва лежит лишь незначительное число мышечных волокон, у многих родов преобразованных в прозрачную фасцию. Как у *Sicista*, так и у *Salpingotus* большинство мускулов относительно длиннее и уже, нежели у специализированных представителей семейства.

Каковы же особенности мускулатуры тазовой конечности *Cardiocraniinae*, общие с настоящими тушканчиками? У *Salpingotus* проксимальный отдел мышцы *m. biceps femoris anterior* опускается дистально по сравнению с *Sicista* и *Zapus* и начинается от проксимального седалищного бугра. В ряду родов *Salpingotus*—*Pygerethmus*—*Alactagulus*—*Allactaga* можно проследить перемещение начала этого мускула по ветви седалищной кости краиально вплоть до срастания с *m. quadratus*. Оканчивается *m. biceps femoris anterior* у *Salpingotus* концентрированным пучком волокон, как у настоящих тушканчиков, на латеральном мыщелке бедра, отдавая сухожильный тяж в апоневроз колена. *M. obturator internus* сильно редуцирован. Сухожилие *m. adductor longus*, как у всех тушканчиков, хорошо развито и составляет половину длины мышцы. *M. tenuissimus* отсутствует. *M. semitendinosus* у *Salpingotus* делится на две головки и соединяется мышечным тяжом с *m. biceps femoris posterior*, как у всех настоящих тушканчиков. Полуперепончатая мышца *Salpingotus* оканчивается на плантарной стороне проксимального отдела бедренной кости (у *Sicista* — на большой берцовой кости). У специализированных форм семейства *m. gastrocnemius medialis* несет дополнительную головку,



образующую задний край голени. Головка хорошо развита у *Salpingotus*. У этого рода большинство мышц стопы преобразовано в сухожилия, лишенные мускульных волокон, что мы наблюдаем у всех *Allactaginae* и *Dipodinae*. Так, например, *m. flexor digitorum brevis* представлен у *Salpingotus* двумя сухожильными тяжами (как у *Pygerethmus* и *Alactagulus*).

Помимо особенностей, сближающих *Cardiocraniinae* с примитивными *Dipodidae*, с одной стороны, и настоящими тушканчиками — с другой, эти специализированные формы имеют ряд весьма специфичных признаков в строении мышц задней конечности, не повторяющихся ни в одном подсемействе тушканчиков. Например, *m. biceps femoris anterior* *Salpingotus* имеет очень длинное начальное сухожилие, достигающее 20—25% длины мышцы. *M. popliteus* у *Salpingotus* подвергся значительной редукции и скрыт под сильно развитым *m. flexor digitorum tibialis*. Строение и топография этого мускула у *Salpingotus* уникальны среди *Dipodidae*. Он занимает всю медиальную поверхность проксимального отдела большой берцовой кости, причем его сухожилие сливается с таковым *m. flexor digitorum fibularis* не на стопе, как у всех тушканчиков, а в области голени. Очень сильно развит у *Salpingotus* *m. vastus intermedius*. Если у *Sicista* эта мышца равна половине длины бедренной кости, а у настоящих тушканчиков ее начало поднимается несколько проксимальнее, то у *Salpingotus* она простирается от большого вертела до нижнего эпифиза femur. Указанные и некоторые другие особенности мускулатуры говорят об определенном отклонении *Cardiocraniinae* от общего направления эволюции тушканчиков.

Принадлежность *Cardiocraniinae* к сем. тушканчиков не вызывает сомнений. Ряд архаичных признаков, характерных для малоспециализированных родов *Sicista*, *Zapus* и *Narvaezapus*, имеется и у представителей карликовых тушканчиков, что, несомненно, сближает их и позволяет в одинаковой мере отнести к сем. *Dipodidae*. Анализ мускульной системы представителей этого семейства выявляет многие преемственные черты, получающие определенное развитие по мере повышения уровня специализации этих замечательных грызунов к «двуногому» рикошетирующему бегу.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бобринский Н. А., Б. А. Кузнецов, А. П. Кузякин. 1965. Определитель млекопитающих СССР. Изд. «Просвещение», М.: 1—382.
- Вяноградов Б. С. 1937. Тушканчики. Фауна СССР. Млекопитающие, III, 4: 1—194.
- Гамбарян П. П. 1960. Приспособительные особенности органов движения роющих млекопитающих. Изд. АН АрмССР, Ереван: 1—195.
- Соколов А. С. 1964. Строение мышц задней конечности у представителей семейства беличьих (*Sciuridae*). Тр. ЗИН АН СССР, 33: 283—318.
- Юдин К. А. 1956. Пропатагальный аппарат ржанкообразных (*Charadriiformes, Aves*). Тр. ЗИН АН СССР, 33: 242—255.
- Юдин К. А. 1965. Филотения и классификация ржанкообразных. Фауна СССР. Птицы, нов. сер., 91, II, 1: 1—260.
- Alezaïs H. 1900. Contribution a la myologie des rongeurs. Thèses présentées a la faculté des sciences de Paris; Ancienne Librairie Cermer Baillière et Cie. Paris: 395.
- Fry J. K. 1961. Musculature and innervation of the pelvis and hind limb of the mountain beaver. J. Morph., 109: 173—198.
- Hatt R. T. 1932. The vertebral columns of ricochetel rodents. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 63: 599—738.
- Hill J. E. 1934. The homology of the praesemimembranosus muscle in some rodents. Anat. Rec., 59: 311—313.
- Hill J. E. 1937. Morphology of the pocket gopher mammalian genus *Thomomys*. Univ. Calif. Publ. Zool., 42: 81—172.
- Howell A. B. 1932. The saltatorial rodent *Dipodomys*: the functional and comparative anatomy of its muscular and osseous systems. Proc. Amer. Acad. Arts a. Sci., 67, 10: 377—536.

- K l i n g e n e r D. 1964. The comparative myology of Four Dipodoid Rodents (Genera *Zapus*, *Napaeozapus*, *Sicista* and *Jaculus*). Miscellaneous Publ. Mus. Zool., Univ. Michigan, 124 : 1—100.
- M e i n e r t z T. 1944. Das superfizielle Fazialisgebiet der Nager. V. Die *Dipodiden*. *Alactagulus pumilio* Kerr. Morphol. Jahrb., 89 : 313—370.
- P a r s o n s F. G. 1894. On the myology of the Sciuromorphic and Hystricomorphic rodents. Proc. Zool. Soc. London, 1 : 196—251.
- R i n k e r G. C. 1954. The comparative myology of the mammalian genera *Sigmodon*, *Oryzomya*, *Neotoma*, and *Peromyscus* (*Cricetinae*), with remarks on their intergeneric relationships. Miscellaneous Publ. Mus. Zool., Univ. Michigan, 83 : 1—124.
- T u l l b e r g T. 1899. Über das System der Nagethiere, eine phylogenetische Studie. Nova acta Reg. soc. Sci. Upsaliensis, 3 : 1—514.
-

И. И. Соколов

## ПОСТКРАНИАЛЬНЫЙ СКЕЛЕТ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА BISON

### ВВЕДЕНИЕ

Если не считать кратких сведений Бюффона (Buffon, 1754; цит. по: Roscosz, 1962) и Кювье (Cuvier, 1825), то первым исследованием посткраниального скелета зубра наука обязана Людвигу Боянусу (Bojanus, 1827). Автор в своем известном труде «De pro nostrate eiusque sceleto commentatio» дал довольно обстоятельное описание, с измерениями, скелета и некоторых отдельных его костей.<sup>1</sup> Исследование было выполнено на трех скелетах взрослых зубров и имело главной своей целью выяснить спорный в то время вопрос, являлись ли зубр — *Bonasus* (*Bison bonasus* L.) и вымерший за 200 лет до этого тур — *Urus* (*Bos primigenius* Boj.) одновременно, но независимо друг от друга существовавшими животными или это были разные названия одного и того же зверя. Попутно упомянем, что Боянус, хотя и признавал видовую самостоятельность, отрицал существование тура в историческую эпоху, считая его животным плейстоцена, когда жил и предок современного зубра, получивший название *Urus priscus* (= *Bison priscus* Boj.). В качестве материала для сравнения с зубром Боянусу служили скелеты крупного рогатого скота (современное название — *Bos primigenius taurus* L.)<sup>2</sup> и тура (*Bos primigenius* Boj.).

Полвека спустя Джон Аллен (Allen, 1876) в монографии, посвященной американскому бизону, уделил внимание отличиям в посткраниальном скелете, с одной стороны, между родами *Bos* s. str. и *Bison*, а с другой — между зубром (*Bison bonasus* L.) и бизоном (*B. bison* L.). Следует отметить, что в последнем случае при сравнении автор имел всего по одному скелету того и другого вида.

В 1932 г. была опубликована диссертация Помейнера (Poleiner, 1932; цит. по: Krysiak a. Swiezynski, 1967), посвященная сравнению строения конечностей европейского зубра и домашнего скота (к сожалению, оставшаяся для меня недоступной). Кох (Koch, 1931, 1934—1935) на обширном материале (53 скелета) изучал рост и возрастную изменчивость скелета зубра, в частности определял сроки срастания эпифизов и диафизов. В 1938 г. появилась работа Яницкого (Janicki, 1938; цит. по: Krysiak a. Swiezynski, 1967), который на трех экземплярах изучал видовые особенности, половой диморфизм и рост посткраниального скелета зубра. Милло (Millot, 1945) кратко описал и измерил два скелета и отдельные кости от других экземпляров европейского зубра в Парижском музее естественной исто-

<sup>1</sup> Работа Боянуса была переведена на польский язык и с комментариями Роскоша и Эмпеля (Roskosz и Empel) опубликовала в 1965 г.

<sup>2</sup> По вопросу номенклатуры домашних животных см. статью Болькена (Bolkен, 1961).

рии, обратив главное внимание лишь на некоторые половые отличия в посткраниальном скелете.

Юсько (Jusko, 1953), имея в распоряжении восемь скелетов зубра, изучала половой диморфизм в черепе и посткраниальном скелете.

На обширном материале (36 скелетов, из которых 23 принадлежали чистокровным беловежцам и 13 гибридам, имевшим примесь крови кавказского подвида) Роскош (Roskosz, 1962) исследовал позвоночник зубра. Автора в первую очередь интересовали три вопроса: 1) число позвонков в разных отделах, 2) половой диморфизм и 3) влияние возраста на развитие отдельных элементов позвонка. В работе дается описание, местами подробное, отделов позвоночника и даже отдельных позвонков, но, к сожалению, работа носит чисто описательный характер, нет сравнения с близкими формами *Bison* и другими быками, хотя бы с крупным рогатым скотом. В последующей работе Роскоша, выполненной совместно с Эмпелем (Empel a. Roskosz, 1963) и посвященной скелету конечностей зубра, также на обширном материале (42 скелета разного пола и возраста) автор уделил внимание в первую очередь отличиям в скелете конечностей зубра и крупного рогатого скота. К сожалению, мало было уделено внимания пропорциям скелета; при сравнении костей зубра и быка авторы пользовались не индексами, характеризующими пропорции конечностей и их отдельных костей, а лишь величинами абсолютных размеров.

В 1960 г. опубликована статья Олсена (Olsen, 1960), посвященная отличиям в посткраниальном скелете представителей родов *Bison* и *Bos*. Первый был представлен 18 скелетами американских (и степного и лесного) бизонов, а второй — скелетами зебу и разных пород домашнего скота. Работа, хорошо иллюстрированная и имеющая целью дать диагностические признаки скелета видов этих родов, содержит краткое описание внешней формы отдельных костей без их размерных характеристик. Поэтому представления о пропорциях скелета бизона она не дает.

В заключение следует упомянуть ряд трудов, в которых отмечаются особенности отдельных костей зубра и бизона. Это работы палеонтологов, сталкивавшихся при определении и обработке ископаемых остатков с необходимостью выяснения отличий костей близких форм быков. Следуя хронологическому порядку, необходимо, помимо уже упомянутых работ Бюффона и Кювье, назвать труды Рютимейера (Rütimeyer, 1861, 1867—1868), в которых он указывал на некоторые отличительные особенности в скелете (метаподиях, ребрах) зубра и крупного рогатого скота. Значительное внимание отличиям в трубчатых костях *Bison priscus* и *Bos primigenius* уделит в классической работе о послетретичных млекопитающих И. Д. Черский (1891). Эти же вопросы затрагивались М. В. Павловой (1907, 1925),<sup>3</sup> Хильцхаймером (Hilzheimer, 1909), Леманом (Lehmann, 1949), Зигфридом (Siegfried, 1961). В 1936 г. были опубликованы две превосходные работы Шертца (Schertz, 1936a, 1936b), одна из которых посвящена различиям в метаподиях и астрегале между *Bison priscus* и *Bos primigenius*, а вторая — половым различиям в метаподиях представителей рода *Bison*. Различиям в астрегале между *Bos* и *Bison* посвящена статья Люттшвагера (Lüttswager, 1950).

Весьма обстоятельная, выполненная на хорошо подобранном материале работа об отличиях в костях конечностей (кроме фаланг) зубра (*Bison priscus* и *B. bonasus*) и тура (*Bos primigenius*) опубликована В. И. Бибиковой в 1958 г. Наконец, в «Определителе млекопитающих по костям скелета» В. И. Громовой (1950, 1960) приведены подробные сведения об отличительных особенностях скелета конечностей современных и ископаемых зубров по сравнению с близкими формами подтрибы *Bovina*.

<sup>3</sup>Шертц (Schertz, 1936a) указал на ряд ошибок М. В. Павловой.

Таким образом, выяснены, хотя и далеко не так, как заслуживают, остеологические различия между представителями родов *Bison* и *Bos*.

До сих пор оставались невыясненными различия в посткраниальном скелете между отдельными формами зубров и бизонов. Восполнить в какой-то мере этот пробел — цель настоящей работы. В настоящей статье я не ставил задачей дать сравнительную остеологию зубров и бизонов с диагностическими признаками отдельных костей. Это — дело будущего. В данном случае я ограничиваясь сравнительной характеристикой пропорций скелета в целом и отдельных его частей у трех основных форм рода *Bison* — беловежского, или литовского, зубра (*Bison bonasus bonasus* L.), кавказского так называемого горного зубра (*B. bonasus caucasicus* Satunin, 1904) и американского степного бизона (*B. bison bison* L.).<sup>4</sup> Исследование может внести ясность в спорный вопрос о систематике всей группы (Bohler, 1967; Заблочкий, 1968) и увязать морфологические особенности с экологией отдельных ее членов.

Автор не думает, что его работа исчерпывает вопрос о половой и расовой изменчивости скелета *Bison*.<sup>5</sup> Возможно, последующие исследования внесут некоторые коррективы, но хочется надеяться, что основные выводы останутся в силе. Пользуюсь случаем выразить благодарность сотрудникам Остеологического отделения Зоологического института АН СССР Т. И. Васильевой, Т. Н. Гераковой, Н. Д. Оводову и Г. Ф. Барышникову за техническую помощь при оперировании с громоздким материалом.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

ЗИН АН СССР обладает уникальной, несомненно лучшей в мире коллекцией скелетов и черепов беловежских и кавказских зубров (около 160 черепов и свыше 100 скелетов), происходивших от животных, живших еще в естественной обстановке — в лесах Беловежской пущи и горах западного Кавказа. К сожалению, далеко не все скелеты доставлены или сохранились с достаточной полнотой. Для настоящего исследования отобраны наиболее полные и пригодные для измерений скелеты 19 беловежских (десять самцов и девять самок) и 6 кавказских (три самца и три самки) зубров. Из беловежских зубров 17 отстреляны в самой Беловежской пуще в 1906—1908 гг., один (старая самка) — из царской охоты под Гатчиной и один самец, привезенный из Беловежской пущи, в 1902 г. убит в Долговской лесной даче под Ленинградом, куда он забрел из Гатчинской охоты. Все шесть скелетов кавказских зубров принадлежали животным, отстрелянным на территории бывшей великокняжеской охоты (северо-западный Кавказ, бассейны рек Кипи и Алауса) в 1895 и 1909 гг. Изучены также семь скелетов степных бизонов (три самца и четыре самки) из коллекций ЗИН АН СССР, института «Аскания Нова» и Института зоологии АН УССР (Киев); шесть из них принадлежали животным, содержавшимся в зоопарке «Аскания Нова» и один — самке 17 лет из Центрального зубрового питомника под г. Серпуховым Московской обл.

Скелеты, отобранные для исследования, по внешнему виду принадлежали здоровым взрослым животным, с вполне развившимися и стирающимися зубами (включая  $M^3$  и  $M_3$ ), т. е. были не моложе 5 лет (Fuller, 1959).

Для измерения костей применялась та же методика, которая в свое время (Соколов, 1960) использовалась при изучении сравнительной остеологии пород домашних овец. Изменения касались лишь методики измерения длины отделов позвоночника. Измерения последних производились на мацерированных сухих скелетах сантиметровой лентой по вентральной поверхности тел предварительно сложенных в плотную поперечную. Кроме того, введен еще один промер — наибольшая ширина эпифизов некоторых трубчатых костей.<sup>6</sup>

<sup>4</sup> Американского лесного бизона (*B. bison athabasca* Rhoads, 1897) я не касаюсь из-за полного отсутствия его скелетов в коллекционных фондах Советского Союза.

<sup>5</sup> По ряду причин я не мог целиком использовать даже весь имеющийся в ЗИН АН СССР скелетный материал по кавказскому зубру (остались неисследованными три неполных скелета).

<sup>6</sup> Часть скелетов была измерена сотрудником Кавказского заповедника П. С. Ордынским, за что пользуюсь случаем выразить ему благодарность. Однако в целях унификации методики и исправления допущенных П. С. Ордынским ошибок все скелеты были мною лично измерены вторично.

Размеры и пропорции скелета представителей рода *Racom*

	Беломорские зубры				Калмацкие зубры				Бразильские			
	самцы		самки		самцы		самки		самцы		самки	
	М	Лим	М	Лим	М	Лим	М	Лим	М	Лим	М	Лим
Основная длина черепа	461.7	457—480	441.0	449—452	468	456—490	442	428—460	501	490—517	461	438—481
Длина позвоночника без хвоста . . . . .	1872	1802—1922	1748	1693—1777	—	1745, 2029	—	1698, 1740	1973	1905—2098	1799	1670—1924
Длина черепа, в % длины позвоночника	24.7	24.2—25.2	25.3	23.6—25.7	—	23.7, 26.1	—	26.4, 27.1	25.4	24.6—25.8	25.6	25.0—26.2
Длина отделов позвоночника, в % к длине всего позвоночника:												
шейный . . . . .	22.9	21.9—24.3	23.1	22.6—23.9	—	23.2, 24.1	—	23.4, 23.7	24.3	23.7—25.2	25.1	24.5—26.6
грудной . . . . .	45.1	44.2—45.6	45.0	44.1—45.8	—	44.8, 45.0	—	44.4, 44.6	46.1	45.2—46.7	45.8	45.4—46.1
поясничный . . . . .	17.9	17.2—18.6	18.0	17.2—18.4	—	17.0, 17.6	—	17.3, 17.6	17.3	16.8—17.6	17.4	16.3—18.0
крестцовый . . . . .	14.1	12.9—14.9	13.9	13.2—14.6	—	14.0, 14.2	—	14.4, 14.7	12.3	11.3—13.6	11.7	10.7—12.4
Длина передней конечности, в % длины позвоночника . . . . .	82.9	79.2—89.7	81.8	79.3—84.3	—	78.0, 83.6	—	76.9, 80.5	—	77.0, 77.7	77.1	74.1—78.9
Длина задней конечности, в % длины позвоночника . . . . .	69.9	67.7—72.3	70.7	69.1—73.3	—	66.7, 72.2	—	69.2, 71.1	—	62.2, 64.8	63.5	61.6—66.0
Длина свободной передней конечности, в % длины задней конечности . . . . .	83.3	80.7—83.3	82.1	81.2—82.7	—	81.8, 82.0	—	79.6, 81.5	—	83.9, 85.1	84.9	84.3—85.6
Длина остистого отростка III грудного позвонка, в % длины позвоночника . . . . .	21.7	20.6—23.1	18.3	16.4—19.3	—	20.9, 22.2	18.7	—	22.7	19.7—25.9	19.6	18.1—20.5
Длина звенев передней конечности, в % ко всей ее длине:												
лопатка . . . . .	30.2	29.3—30.8	28.8	28.1—29.5	—	29.3, 29.8	—	28.0, 28.4	—	29.1, 32.3	30.1	28.3—31.5
плечевая кость . . . . .	21.9	21.4—22.7	21.6	21.4—21.7	—	21.9, 22.3	—	21.1, 21.7	—	21.2, 22.4	21.2	20.7—22.0
лучевая . . . . .	22.5	22.1—22.9	22.5	22.7—23.1	—	22.3, 22.9	—	22.2, 23.4	—	22.7, 23.1	22.4	22.0—22.8
пистол . . . . .	13.9	13.6—14.4	14.6	14.3—15.1	—	14.2, 14.4	—	15.0, 15.3	—	13.2, 14.3	14.3	13.9—14.7
палец . . . . .	11.4	11.1—11.9	12.0	11.8—12.3	—	11.2, 12.0	—	12.4, 12.5	—	11.2, 11.2	12.1	11.2—13.0

	Беловенские зубры				Кавказские зубры				Бизонны			
	самцы		самки		самцы		самки		самцы		самки	
	М	Лим	М	Лим	М	Лим	М	Лим	М	Лим	М	Лим
Длина затылка затылней конечности, в % ко всей ее длине:												
берцовая кость	33.0	32.6—33.5	32.3	34.8—32.8	—	32.6, 32.8	—	31.4, 32.0	—	32.6, 32.7	32.1	31.8—32.4
большая берцовая кость	33.7	33.2—34.2	33.3	32.9—33.8	—	33.6, 34.1	—	33.4, 33.5	—	32.8, 33.5	32.4	31.8—33.1
плоская кость	19.5	18.9—20.1	20.2	19.9—20.6	—	19.7, 19.8	—	20.0, 20.3	—	19.6, 20.4	20.7	19.9—21.5
палец	13.7	13.2—14.0	14.1	13.6—14.4	—	13.4, 14.0	—	14.5, 14.7	—	14.1, 14.3	14.9	14.4—15.7
Длина таза, в % длины позвоночника	28.9	28.2—29.9	28.1	26.0—29.3	—	27.4, 29.0	—	28.0, 28.3	26.6	26.5—26.7	26.0	25.4—26.7
Ширина диафизов костей конечностей, в % длины этих костей:												
лопатка (наибольшая ширина)	58.4	53.9—62.3	58.1	54.1—61.0	—	59.6, 61.9	—	55.3—60.5	52.2	50.3—55.1	53.0	50.9—54.4
плечевая	13.1	12.3—14.1	12.4	11.7—13.3	—	13.4, 14.2	—	13.2, 13.6	—	15.1, 15.5	13.2	12.4—14.5
поясничная	20.0	18.9—21.4	17.3	16.7—18.3	—	20.5, 22.9	16.1	14.0—17.7	22.8	21.4—24.3	18.7	18.2—19.5
берцовая	9.8	9.3—10.5	10.1	9.8—10.5	10.7	10.2—11.3	10.4	10.4, 10.4	11.4	10.7—12.1	11.0	10.3—11.5
плоская	14.4	13.7—15.2	12.8	11.8—13.6	15.4	14.8—16.0	12.6	12.2—13.1	15.2	13.7—16.4	12.3	11.6—12.8
Ширина диафизов эпифизов костей конечностей, в % длины этих костей:												
плечевая	28.6	27.4—30.8	27.5	26.6—29.8	—	28.3, 30.2	—	28.8, 30.3	29.9	27.5—32.1	28.6	27.8—31.0
лучевая	24.9	23.6—26.5	23.7	22.8—24.4	—	25.2, 26.1	26.0	25.9—26.1	27.8	26.9—29.0	26.1	25.2—26.9
поясничная	32.9	31.6—33.7	31.0	29.6—33.2	—	33.6, 33.8	31.1	30.8, 31.2	36.3	35.5—37.5	33.9	33.6—34.3
берцовая	26.0	24.9—26.8	25.7	24.8—26.6	27.4	27.0—27.7	—	27.7, 28.7	28.8	28.6—29.0	28.0	27.5—28.3
большая берцовая	16.3	15.6—17.4	16.4	15.8—16.0	17.7	18.1—18.6	—	17.2, 17.5	19.5	18.8—19.9	18.8	18.5—19.0
плоская	25.6	24.4—27.2	24.1	23.4—25.2	26.0	25.2—26.4	24.8	24.5—25.0	28.3	27.2—29.7	25.7	24.1—27.1
Ширина таза, в % его длины:												
вкрытых	86.4	82.9—90.0	83.7	78.8—91.1	90.0	87.7—93.9	—	86.2, 90.7	87.3	84.2—89.9	89.8	91.2—93.0
в сочленениях	48.3	45.8—52.2	50.0	48.1—51.9	48.4	47.0—50.9	—	49.8, 51.6	50.2	49.2—51.3	52.4	50.8—54.3
в сочленениях выступах	49.4	44.8—51.5	50.3	45.9—51.6	52.5	49.2—54.5	—	51.1, 52.6	—	55.7, 56.2	56.7	55.2—55.8

В качестве показателей размеров животных использованы лишь абсолютные величины основной длины черепа и длины позвоночника без хвостового отдела. Вследствие ярко выраженного полового диморфизма в размерах и пропорциях скелета пришлось отдельно обрабатывать и сопоставлять материал, касающийся самцов и самок каждой из форм отдельно. Результаты обработки остеометрических данных сведены в таблицу, в которой средние (М) выведены только тогда, когда число вариантов не меньше трех, в противном случае приводятся все имеющиеся цифры.

При анализе данных из-за ограниченности материала приходилось иногда оперировать с индексами отдельных экземпляров, не ограничиваясь средними (М) и пределами вариаций (Lim).

## ОБЩИЕ РАЗМЕРЫ (ВЕЛИЧИНА) ЖИВОТНЫХ

В качестве показателей общих размеров животного на скелете могут служить длина черепа и позвоночника. На нашем материале подтверждается прежде всего установленный уже ранее факт наличия ясно выраженного полового диморфизма как у зубра, так и у бизона: по абсолютным размерам все кости скелета, включая и череп, у самцов значительно крупнее, в большинстве случаев даже трансгрессия между самцами и самками не имеет места. В свое время Аллен (Allen, 1876) имея для сравнения шесть скелетов бизона и три скелета зубра, сделал заключение о большей величине как черепа, так и всего скелета *Bison bonasus*. Однако при сравнении 20 черепов *B. bison* и пяти черепов *B. bonasus* этот же автор установил, что разница в размерах очень невелика, а предел колебаний целиком перекрывается у обоих видов. К. К. Флеров (1965) также подтвердил наличие широкой трансгрессии между зубром и бизоном, однако он показал, что в среднем общая длина черепа у бизона на 40 мм больше.

Результаты проведенного мною исследования показывают, что как по размерам черепа (его основной длине), так и по длине позвоночника бизоны заметно крупнее зубров, хотя захождение крайних величин этих показателей за границы их у сравниваемых видов и имеет место.

Что касается различий в размерах между беловежскими и кавказскими зубрами, то в литературе (Флеров, 1932, 1965; Заблоцкий, 1968) прочно установилось представление о том, что кавказский подвид более мелкий. Полученными мною данными оно не подтверждается. К сожалению, из кавказских зубров я имел возможность измерить длину позвоночника только у двух самцов и у двух самок. Как видно из таблицы, границы колебаний размеров у обоих видов целиком перекрываются; можно лишь отметить, что наиболее длинным позвоночником (2029 мм) обладал один из самцов с Кавказа. Для более убедительного выяснения вопроса о размерах мною была измерена основная длина черепа у 18 беловежских (девять самцов и девять самок) и у 22 кавказских зубров (12 самцов и 10 самок), все взрослые звери. Оказалось, что если у самок обоих форм разница в средней величине черепа практически отсутствует, то самцы кавказских зубров в среднем оказываются крупнее; и в этом случае следует отметить, что наиболее крупные черепа (двух самцов и двух самок) — у зверей с Кавказа. Во всяком случае представление о том, что исконный кавказский зубр был более мелким, чем беловежский, лишено оснований. К этому же выводу пришел в своей работе Больткен (Bohlken, 1967).

## ПРОПОРЦИИ ПОСТКРАНИАЛЬНОГО СКЕЛЕТА

### Череп и позвоночник

Относительная длина черепа не показывает ясных половых различий; некоторое превышение индекса у беловежских самок, вероятно, можно объяснить небольшим числом исследованных экземпляров. Череп бизонов оказывается не только абсолютно, но и относительно длиннее, но это ка-



сается лишь средней величины, так как пределы изменчивости у обоих видов целиком перекрывают друг друга. Теперь можно считать твердо установленной (Allen, 1876; Roskosz, 1962) ошибочность мнения Кювье (Cuvier, 1825) и ряда полагавшихся на него авторов о наличии у бизона в противоположность зубру 15 пар ребер и, соответственно, 15 грудных и четырех поясничных позвонков. Типичной для обоих видов является позвоночная формула  $C7=Th\ 14, L\ 5, S\ 5, Ca\ 13-18$ . Однако могут быть изменения (на один больше или меньше) в числе грудных, поясничных и крестцовых позвонков. По-видимому, в данном случае имеет место отмеченная ранее на домашних овцах (Соколов, 1960) закономерность усиления степени изменчивости позвоночника от головы к хвосту. На материале, послужившем предметом настоящего исследования, в туловищном отделе позвоночника чаще всего варьировало число сегментов крестцового отдела (от четырех до шести), причем наблюдались сакрализация первого хвостового позвонка или позднее срастание с телом последнего сегмента крестца.

Наибольшее число хвостовых позвонков имели один самец (17) и одна самка (18) кавказских зубров.

Для выяснения линейных пропорций позвоночника была вычислена относительная длина его отделов в процентах по отношению ко всей длине без хвоста. Сопоставление полученных данных говорит прежде всего об отсутствии в пропорциях позвоночника заметных половых отличий как у зубров, так и у бизонов; только у самок бизонов шейный отдел в среднем оказывается несколько длиннее, чем у самцов.

Что касается расовых отличий, то бизоны обладают в среднем относительно длинными шей и грудной клеткой, в то время как поясничный и, особенно, крестцовый отделы у них оказываются заметно короче. Только у одного самца бизона относительная длина крестца превышает нижнюю границу этого индекса у зубров.

Из-за недостатка материала по кавказскому зубру (всего по два скелета самцов и самок с полным позвоночником) составить определенное мнение об отличиях его позвоночника от такового у беловежского подвида трудно; создается впечатление, что у беловежских зубров поясница как будто длиннее, но имеющиеся цифры этого индекса по кавказским укладываются в рамки варьирования его у беловежцев.

Говоря о позвоночнике, нельзя не упомянуть о размерах остистых отростков первых грудных позвонков; их большая высота (или длина) — признак, отличающий представителей рода *Bison* от других родов подтрибы *Bovina* (*Bos*, *Roëphagus*, *Bibos*; Соколов, 1953). Хотя Крысяк (Krysiak, 1951), а затем Роскош и Эмпель (Roskosz a. Empel, 1961) показали, что степень развития в высоту остистых отростков зависит не только от тяжести головы, последняя, несомненно, играет существенную роль. Только влиянием тяжести головы можно объяснить тот факт, что у самок как зубров, так и бизонов относительная длина остистого отростка III грудного позвонка значительно меньше, чем у самцов; лишь у одного самца бизона соответствующий индекс был меньше 20%.

В свое время Рютимейер (Rütimeyer, 1867—1868) отметил большую высоту остистых отростков первых грудных позвонков у бизона по сравнению с зубром, но Аллен (Allen, 1876) не подтвердил постоянство этой особенности. Исследование имевшегося в моем распоряжении материала показало, что четких межвидовых отличий действительно нет; крайние цифры колебания индекса остистого отростка у зубров и бизонов перекрываются, но средние его величины как у самцов, так и у самок бизонов явно больше. Среди 10 самок зубров только у одной длина остистого отростка составила больше 19% длины позвоночника и только у одной самки бизона она меньше.

Аллен в числе особенностей посткраниального скелета бизона отмечает длинные и сильные изогнутые ребра, в результате чего он обладает более объемистой и длинной грудной клеткой по сравнению с зубром. Мною не были произведены измерения ребер, но глазомерная оценка нескольких экземпляров зубров и двух бизонов, по-видимому, подтверждает выводы о плоскогрудости зубров.

### Пояса конечностей (лопатка и таз)

Относительная длина лопатки мною исчислялась в процентах длины передней конечности. У самцов и абсолютная, и относительная длина заметно больше, причем у зубров практически отсутствует даже трансгрессия индексов. В среднем лопатка у бизонов длиннее по сравнению с зубрами, хотя у первых и встречаются животные с низким индексом. Между беловежскими и кавказскими зубрами отметить разницу в длине лопатки не удалось.

Что касается ширины лопатки, то половой диморфизм в этом показателе отсутствует; ширина лопатки по отношению к ее длине и у самцов, и у самок практически одинакова. Зато межвидовые отличия выступают совершенно отчетливо: и у самцов, и у самок бизонов индекс относительной ширины лопатки значительно ниже по сравнению с таковым у зубров, причем у самок даже трансгрессия индекса практически не имеет места. Относительная ширина лопатки у исследованных кавказских зубров находится в пределах колебания этого признака у беловежских.

Размеры и форма таза считаются одним из основных отличий в экстерьере зубра и бизона. Так, еще Аллен (Allen, 1876) утверждал, что таз у бизона очень маленький и слабый, вследствие чего у него задняя часть туловища по сравнению с передней кажется сильно редуцированной. М. А. Заблоцкий (1968) также считает, что «таз бизона много уже, чем у зубра (шилозадость)». Измерение скелетов, проведенное мною, этого не подтверждает; таз бизонов и абсолютно, и относительно его длины оказывается по крайней мере в среднем не уже, чем у зубров. Что касается его длины, то при отсутствии половых отличий таз у бизонов и абсолютно, и относительно оказывается более коротким.

Из трех широтных промеров таза ширина его на уровне крыльев подвздошных костей (моклоках) оказалась менее показательной: вследствие длительного роста и позднего прирастания эпифизов этот промер наиболее изменчив. Половой диморфизм отчетливо выступает в наименее изменчивом промере — ширине на уровне тазобедренных сочленений: у всех трех форм — беловежского, кавказского зубров и бизона — самки, как и следовало ожидать, имеют таз в этой части в среднем более широкий. Однако я не могу подтвердить выводы Юсько (Jusko, 1953) о более широкой расстановке седалищных бугров у самок; на нашем материале индивидуальная изменчивость значительно превышает половую. Различия между зубрами и бизонами отчетливо выявляются как в ширине таза на уровне тазобедренных сочленений, так и, особенно, на уровне наружных выступов седалищных костей; в последнем случае даже трансгрессия между зубрами и бизонами не имеет места. Степные бизоны отличаются более коротким, но более широким (и абсолютно, и относительно) тазом. Что касается различий в пропорциях таза между беловежскими и кавказскими зубрами, то у кавказцев в среднем более широкий таз оказывается на уровне крыльев и седалищных буграх, хотя пределы вариации одинаковы и у беловежских и у кавказских самок.

**Общая длина.** Для высоконогости, выражаемой длиной конечности в процентах относительно длины позвоночника, половые отличия, по-видимому, отсутствуют. Отчетливо выступает коротконогость бизонов; в этом отношении у последних практически отсутствует даже трансгрессия с зубрами, как у самцов, так и у самок.

Соотношение длин свободной передней и задней конечностей отражает низко- или высокозадость животных. В этом отношении половые отличия у беловежских зубров и бизонов также отсутствуют; различия между самцами и самками кавказских зубров, возможно, объясняются малым числом исследованных экземпляров. Нет сколько-нибудь четких отличий по индексу высокозадости и между беловежскими и кавказскими зубрами. Зато по сравнению с бизонами зубры низкопереды. В данном случае правильнее говорить не о низкопередости зубров, а о низкозадости бизонов. Уже Рютимейер (Rüttimeyer, 1867—1868) и Аллен (Allen, 1876) отмечали, что у бизона по сравнению с зубром задняя конечность относительно короче передней. Мои данные это также подтверждают; задняя конечность исследованных бизонов оказывается значительно короче не только относительно длины передней конечности, но и относительно длины позвоночника.

**Соотношение звеньев конечностей.** Прежде всего следует отметить незначительную по сравнению с пропорциями других частей скелета изменчивость относительной длины отдельных сегментов как передней, так и задней конечности не только в пределах одного вида или подвида, но и всего рода *Bison* в целом.

Половые отличия четко выражены в самых проксимальных и самых дистальных звеньях. Как уже отмечалось, лопатка и абсолютно, и относительно длиннее у самцов — у зубров даже отсутствует практически трансгрессия между самками и самцами. Плечевая и лучевая кости в этом отношении совершенно непоказательны. Зато пястная кость и палец у самок относительно длиннее. Приблизительно то же наблюдается в тазовой конечности: бедренная кость и абсолютно, и относительно длиннее у самцов, тогда как плюсна и палец у них относительно короткие; большая берцовая кость в среднем у самцов более длинная, но половые отличия в данном случае значительно слабее.

Межвидовые и внутривидовые отличия в соотносительной длине звеньев передней конечности выражены нечетко. Отличия между зубрами и бизонами по сути сводятся к несколько более длинной лопатке у бизонов, и то лишь в средних величинах индекса у самок. У самок бизонов как будто несколько длиннее также передний палец, но цифры соответствующего индекса сильно варьируют. Еще меньше отличаются в пропорциях передних конечностей беловежские и кавказские зубры; можно говорить лишь о более длинном пальце у кавказских зубриц, но последнее, быть может, объясняется малым числом исследованных экземпляров.

В задней конечности отчетливо выступают, хотя и не абсолютные, а лишь в средних величинах, отличия между зубрами и бизонами. Последние имеют относительно более короткую голень, но сравнительно длинный палец. В отношении же бедра и плюсны пределы вариаций индексов широко трансгрессируют у обоих видов; в данном случае не подтверждается мнение Аллена (Allen, 1876) о том, что у бизона относительная длина метатарзуса больше, чем у зубра. Практически совершенно отсутствуют различия в пропорциях конечностей между беловежским и кавказским подвидами; только палец задней конечности, так же как и передней, у кавказских зубриц оказывается длиннее, чем у беловежских, но этому факту я не склонен придавать большого значения.

Попутно отметим, что и у зубров, и у бизонов пальцы передней конечности короче, чем задней, составляя от 96 до 99% длины последних; при этом ясных половых или расовых отличий отметить не удастся.

**М а с с и в н о с т ь к о с т я к а.** В качестве показателя массивности костяка мною в данном случае принимается отношение ширины диафиза и дистального эпифиза некоторых трубчатых костей конечностей (плечевой, лучевой, пястной, бедра, голени и плюсны) в процентах к их длине.

Необходимо отметить значительно большую изменчивость широтных промеров костяка и соответствующих индексов по сравнению с тем, что наблюдалось при анализе соотносительной длины звеньев конечностей. Имеет место та же закономерность, которая характерна и для домашних животных (Соколов, 1960). Как можно видеть из таблицы, уже в относительной ширине диафизов выявляется совершенно отчетливо половой диморфизм: самцы обладают, как и следовало ожидать, более массивным костяком; только дистальный эпифиз бедренной кости у самок беловежских зубров оказывается более массивным, чем у самцов. Если в отношении плечевой и бедренной костей половые отличия хотя и отчетливы, но ограничиваются средними величинами соответствующих индексов, то в относительной ширине метаподий самцы у всех форм настолько превосходят самок, что даже трансгрессия фактически не имеет места. Та же общая закономерность меньшей массивности костяка у самок сохраняется и при сопоставлении относительной ширины дистальных эпифизов. Однако здесь половой диморфизм менее отчетлив, а кроме того, из общего правила чаще имеются исключения. Так, у кавказских самок пястная и плюсневая кости имеют менее широкие эпифизы, зато эпифиз бедра у них как будто более массивен.

Ясные расовые (видовые и подвидовые) отличия в относительной ширине диафизов трубчатых костей намечаются лишь для пястной кости и бедра. Первая массивнее оказывается как у самцов, так и у самок бизонов, тогда как между беловежскими и кавказскими зубрами убедительные отличия в этом отношении отсутствуют: у кавказских самцов эта кость как будто массивнее, чем у беловежских, тогда как у самок наблюдаются обратные отношения. Бедро и у самцов, и у самок кавказских зубров заметно толще, чем у беловежских, а бизоны превосходят и тех и других в этом отношении. Плечевая кость массивнее оказалась только у самцов бизонов; у самок же бизонов соответствующий индекс не отличается от такового у зубров.

Более отчетливо расовые отличия выступают при сопоставлении относительной ширины эпифизов трубчатых костей, особенно в задних конечностях; только плечевая кость в этом отношении не показательна: здесь и зубры (беловежские и кавказские), и бизоны мало отличаются средними величинами, да и пределы колебаний индекса почти целиком перекрываются во всех группах. Относительная ширина эпифизов костей предплечья и пясти существенно больше у бизонов, практически отсутствует даже трансгрессия. Бедренная кость и в дистальном конце оказывается у самцов бизонов более широкой, однако бизонки в этом отношении уступают самкам кавказских зубров. Большая берцовая кость и плюсна также шире и у самцов, и у самок бизона, не обнаруживая даже трансгрессии соответствующего индекса с зубрами. Только у одной самки бизона индекс дистального эпифиза оказался ниже 25% верхней границы его у зубров.

Сходные различия в массивности эпифизов имеют место между беловежскими и кавказскими зубрами. Однако в данном случае они уже не столь отчетливы, как между зубрами и бизонами, и обычно выражаются лишь в средних величинах. Большинство трубчатых костей (кроме плечевой) у кавказских зубров имеет более массивные эпифизы; в отношении бедра нет даже трансгрессии между беловежцами и кавказцами ни у самцов, ни у самок; исключение представляет только индекс эпифиза пястной кости, который у кавказских зубров лежит в пределах вариаций его у беловежских.

## ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ В ПОСТКРАНИАЛЬНОМ СКЕЛЕТЕ ЗУБРА И БИЗОНА

Как и у большинства других млекопитающих, наиболее яркий показатель полового диморфизма в роде *Bison* — общие размеры. Размеры всех частей скелета у самок трех сравниваемых форм значительно меньше по сравнению с самцами; как можно видеть из таблицы, в некоторых случаях даже трансгрессия длины черепа и позвоночника практически не имеет места.

В отношении пропорций частей скелета и отдельных костей у самок по сравнению с самцами имеются следующие особенности.

1. Остистые отростки первых грудных позвонков короче, чем у самцов; высота самого длинного из них очень редко составляет больше 20% длины позвоночника.

2. Лопатка более короткая, однако по относительной ширине она не уступает таковой у самцов.

3. Широкий таз; у самок зубров на уровне суставных впадин ширина его составляет, как правило, не меньше половины его длины, а у бизонов еще больше.

4. Относительно более длинные метаподии — пястная кость и плюсна, а также пальцы как передней, так и задней конечности, но более короткое и абсолютно, и относительно бедро (см. таблицу).

5. Более легкий, стройный костяк. Показателем этого является меньшая и абсолютно, и относительно собственной длины ширина диафизов и эпифизов всех трубчатых костей конечностей; у самок, например, относительная ширина диафиза плечевой кости не превышает 13.6%, а у самцов составляет не меньше 13.7% его длины.

Роскош (Roskosz, 1962) главные половые отличия у зубра обнаружил в структуре шейных позвонков, связывая это с разной и абсолютно, и относительно тяжестью головы. Изучая пропорции (соотношение длины отделов) позвоночника в целом, я не мог установить четко выраженного полового диморфизма. Единственное по сути существенное отличие позвоночника у самок — короткость остистых отростков первых грудных позвонков, что, несомненно, связано с относительно легкой головой и меньшей нагрузкой через волокна выйной связки на холку зверя.

Эмпель и Роскош (Empel a. Roskosz, 1963) отметили также разную у самцов и самок массивность трубчатых костей, что подтвердилось и имевшимся у меня материалом. Однако, как было показано выше, половые отличия выразились не только в массивности, но и в линейных пропорциях скелета конечностей и таза.

### МЕЖВИДОВАЯ И ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОСТКРАНИАЛЬНОГО СКЕЛЕТА

Наиболее отчетливые различия имеют место между европейским зубром (*Bison bonasus*) и американским степным бизоном (*B. bison bison*). Для большего удобства обозрения ниже приводятся сравнительные данные по остеологическим отличиям в посткраниальном скелете этих животных:

#### *Bison bonasus*

1. Размеры в среднем более мелкие; длина позвоночника у самцов редко бывает больше 190 см (в среднем 187 см)

2. Шейный отдел позвоночника сравнительно короткий; длина его редко превышает 24% длины всего позвоночного столба

3. Грудной отдел составляет редко больше 45.6% длины всего позвоночника

#### *Bison bison*

1. Размеры более крупные; длина позвоночника у самцов всегда больше 190 см (в среднем 197 см)

2. Шейный отдел составляет обычно больше 24% длины всего позвоночника

3. Грудной отдел позвоночника длиннее, редко меньше 45.6% длины всего позвоночника

4. Поясничной отдел и крестец длиннее: первый редко составляет меньше 17.5%, а второй — меньше 13% длины позвоночника

5. Остистые отростки первых грудных позвонков менее высокие; высота самого длинного из них у самок очень редко более 19% длины позвоночника

6. Грудная клетка узкая, со слабоизогнутыми ребрами

7. Конечности сравнительно длинные; длина передней редко бывает меньше 78%, задней — не меньше 66% длины позвоночника

8. Более высокозадая; длина свободной передней конечности не больше 84% длины задней

9. Лопатка в среднем более короткая, но широкая; ширина ее редко бывает меньше 55% ее длины

10. Таз сравнительно длинный (очень редко меньше 27% длины позвоночника), но более узкий; ширина его на уровне седалищных выступов составляет не более 55% его длины

11. В задней конечности более длинная голень (очень редко меньше 33% длины конечности), но сравнительно короткий палец (у самцов не больше 14% длины конечности)

12. Трубчатые кости конечностей менее массивные; ширина диафиза пясти у самок очень редко больше 18%, а эпифиза всегда меньше 32.5% длины кости. У самцов ширина диафиза бедренной кости очень редко больше 10.5%, а эпифиза меньше 28% длины

4. Поясничной и крестцовый отделы более короткие: первый обычно не больше 17.5%, а второй редко больше 13% длины позвоночника

5. Остистые отростки высокие, у самок редко меньше 19% длины позвоночника

6. Грудная клетка более широкая, с более круто изогнутыми ребрами

7. Конечности короткие; передние очень редко больше 78%, а задние — не больше 66% длины позвоночника

8. Низкозадая; длина свободной передней конечности составляет не меньше 84% длины задней

9. Лопатка длиннее, но узкая, не более 55% длины

10. Таз короче (меньше 27% длины позвоночника), но широкий; ширина его в седалищных выступах больше 55% длины

11. В задней конечности голень более короткая (обычно меньше 33% длины конечности), но палец сравнительно длинный (даже у самцов больше 14% длины конечности)

12. Трубчатые кости массивные; у самок ширина диафиза пясти всегда больше 18%, а эпифиза больше 32.5% длины кости. У самцов ширина диафиза бедренной кости не меньше 10.7%, а эпифиза больше 28% длины

Как можно видеть, различия между зубром и бизоном, несмотря на ограниченный материал, которым я располагал по последнему виду, очень четки и выражаются не только в уже известных краниологических и анатомических особенностях, но и в пропорциях посткраниального скелета.

С гораздо большими трудностями пришлось встретиться при выяснении остеологических особенностей беловежского и кавказского зубров. Как уже отмечалось, установившееся по литературным данным представление о меньшей величине кавказского зубра на нашем материале не подтвердилось. Пропорции (соотношение отделов) позвоночника у обеих форм практически одинаковы; не обнаруживается различия в степени развития остистых отростков грудных позвонков.

У кавказских зубров относительно длины позвоночника оказывается крупнее череп; из четырех черепов кавказцев только один составляет меньше 26% длины позвоночника — верхней границы его у беловежцев. В среднем короче у кавказских зубров оказывается передняя конечность, но задняя у тех и других не обнаруживает заметных отличий. Соотношение длин свободной передней и задней конечностей говорит о несколько большей высокозадости кавказских и высокопередости беловежских, так как соответствующие индексы у всех кавказских зубров лежат ниже средних их величин у беловежских. Можно отметить и некоторые сдвиги в соотносительной длине звеньев конечностей, хотя ясно выраженных отличий и здесь не обнаруживается. Так, пястная кость и палец передней конечности у кавказских зубров длиннее, чем у беловежских, так как хотя трансгрес-

сия индексов и имеет место, но даже нижние из них у кавказцев выше средних цифр для беловежских (особенно у самок). Бедренная кость у кавказских зубров, наоборот, более короткая, хотя и в данном случае речь может идти лишь о средних величинах.

Наконец, можно определенно говорить о большей массивности костяка у кавказских зубров по сравнению с животными беловежской расы. Как можно видеть из таблицы, большая часть трубчатых костей (если даже в некоторых случаях и имеет место почти полное перекрытие индексов) в среднем оказывается у них толще, чем у беловежских. Исключение составляют пястные кости, диафизы которых у кавказских самок (в противоположность самцам) как будто тоньше, что, впрочем, объясняется сильно заниженным индексом у одного экземпляра. Зато разница в индексе массивности бедренной кости у беловежцев и кавказцев столь существенна, что даже трансгрессия не имеет места.

Таким образом, кавказские зубры по сравнению с беловежскими могут быть охарактеризованы как сравнительно большеголовые, приземистые и низкопередые животные, с более массивными конечностями, имеющими несколько укороченное бедро, но удлиненные метаподии и пальцы. Но необходимо отметить, что эти особенности не имеют абсолютного значения и указывают лишь на определенную тенденцию развития данного типа.

#### НЕКОТОРЫЕ СООБРАЖЕНИЯ О НАПРАВЛЕНИЯХ ЭВОЛЮЦИИ И СИСТЕМАТИКЕ СОВРЕМЕННЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *BISON*

По вопросу о происхождении и истории современных представителей рода *Bison* до сих пор существуют различные точки зрения. Так, Хильцгеймер (Hilzheimer, 1909), а в последнее время также Тениус и Хофер (Thenius u. Hofer, 1960) современного зубра производят от мелкого раннеплейстоценового *B. schoetensacki* Freudenberg. В этом случае, как справедливо отметила еще В. И. Громова (1935), остается непонятным полный разрыв на протяжении всего плейстоцена в находках мелких зубров, так как вновь такие мелкие зубры, как *B. bonanassus mediator* Hilzheimer, появляются уже в раннем постплейстоцене.

Скиннер и Кайзен (Skinner a. Kaisen, 1947) современных зубра и бизона производят от *B. occidentalis* (зубра — от *B. occidentalis primitivus*), потомка второй волны миграции плейстоценовых зубров из Евразии в Северную Америку. В южной части ареала из *B. occidentalis* возник степной бизон *B. bison bison*. Более или менее сходной точки зрения придерживаются К. К. Флеров и М. А. Заблоцкий (1961) с той разницей, что американского лесного бизона они считают слабо изменившимся реликтом второй волны миграции и ставят его ближе к европейскому зубру. Мне представляется более обоснованной точка зрения В. И. Громовой (1935), которая считает по крайней мере европейского зубра потомком постепенно мельчавшего к концу плейстоцена первобытного зубра (*B. priscus* Boj.). Прямой предковой формой зубра она склонна считать раннеголоценового *B. bonanassus major* Hilzheimer.<sup>7</sup>

Так или иначе, по крайней мере с раннего голоцена эволюция евразийского зубра и американского степного бизона проходила независимо, на разных уже изолированных континентах и в совершенно противоположных направлениях. В. И. Громова, по-видимому, вполне справедливо считает первобытного зубра Евразии (*B. priscus*) эврибионной формой, судя

<sup>7</sup> Бюлькен (Bohlken, 1967), по-видимому, разделяет точку зрения Скиннера и Кайзена на происхождение зубра. К сожалению, он, очевидно, не ознакомился с содержанием работы В. И. Громовой, хотя и приводит ее в списке литературы.



по характеру сопутствующей фауны, способной жить в условиях как открытых степных, так и закрытых лесных и лесостепных ландшафтов.

В ходе дальнейшей истории эволюция зубра шла в направлении адаптации к жизни в условиях леса и питанию в значительной мере древесно-веточными кормами, тогда как предки американского степного бизона постепенно адаптировались к обитанию в открытых равнинах и питанию исключительно травянистыми кормами. Длительная эволюция в противоположных направлениях не могла не отразиться и на морфологических особенностях животных. Помимо общих размеров, приводимые в литературе диагностические различия между зубром и степным бизоном касаются внешнего облика, пропорций телосложения и ряда особенностей шерстного покрова (рис. 1—3). Для бизона (*B. bison*) характерными считаются в среднем более крупные общие размеры, непропорционально сильно развитая передняя часть туловища по сравнению с задней, большая массивная голова, короткая, низко приставленная шея,<sup>8</sup> массивная бочкообразная грудная клетка, короткий и узкий таз («шилозадость»), сильно развитые «чуб» на голове и «манжеты» на предплечьях, более короткий хвост (Заблоцкий, 1960, 1968).

Совершенно противоположные признаки характеризуют европейского зубра (*B. bonasus*). Часть приводимых отличий основывается, вероятно, на субъективных впечатлениях. Так, представление о якобы непропорционально мощно развитой голове и передней части туловища бизона, несомненно, усиливается более длинным и густым волосом на этих частях тела, так как относительно длины позвоночника череп бизона не оказывается чрезмерно крупным, а таз у него, как мы уже видели, несколько не уже, чем у зубра. Это, конечно, не снижает значения установленных различий между этими формами, и хоть сколько-нибудь знакомый с делом человек с первого взгляда отличит и в натуре, и на фотографии зубра от бизона.

Я не касаюсь здесь краниологических отличий, которым посвящены обстоятельные специальные работы (Empel, 1962; Флеров, 1965; Bohlken, 1967). Однако, как мы уже видели, и в посткраниальном скелете (рис. 4 и 5) удастся установить существенные различия между жителем леса — зубром и обитателем прерий — бизоном, указывающие на немалый самостоятельно пройденный путь эволюции каждой из этих двух давно разошедшихся филогенетических ветвей.<sup>9</sup>

Автор настоящей статьи не является сторонником того, чтобы каждой морфологической особенности животного обязательно придавать какое-то приспособительное значение: во-первых, наши знания в области функциональной морфологии еще слишком малы, чтобы каждой особенности строения дать функциональное толкование; во-вторых, нередко диагностически четкая черта морфологии сама по себе лишена адаптивного значения, будучи лишь коррелятивно связана с какими-то важными особенностями организма. Тем не менее стремление связать строение и формы животного с особенностями его биологии естественно и законно, так как это облегчает понимание направлений эволюционного процесса в пределах какой-либо группы (в данном случае ствола *Bison*) и установление филогенетических отношений.

Трудно увязать с особенностями образа жизни многие отличия во внешнем облике, экстерьере зубра и бизона. В частности, особенности волоса-

<sup>8</sup> Эта особенность, приводимая М. А. Заблоцким (1968), кажется странной, так как шейный отдел позвоночника является продолжением грудного и не может быть «приставлен» ниже. Речь, очевидно, идет о более высокой холке (остистых отростках грудных позвонков), создающей этот эффект.

<sup>9</sup> Следует отметить, что изображенные на фотографиях (рис. 4 и 5) скелеты, по-видимому, смонтированы неправильно: грудной отдел позвоночника у скелета зубра слишком спрямлен, у скелета бизона, наоборот, он неестественно изогнут.



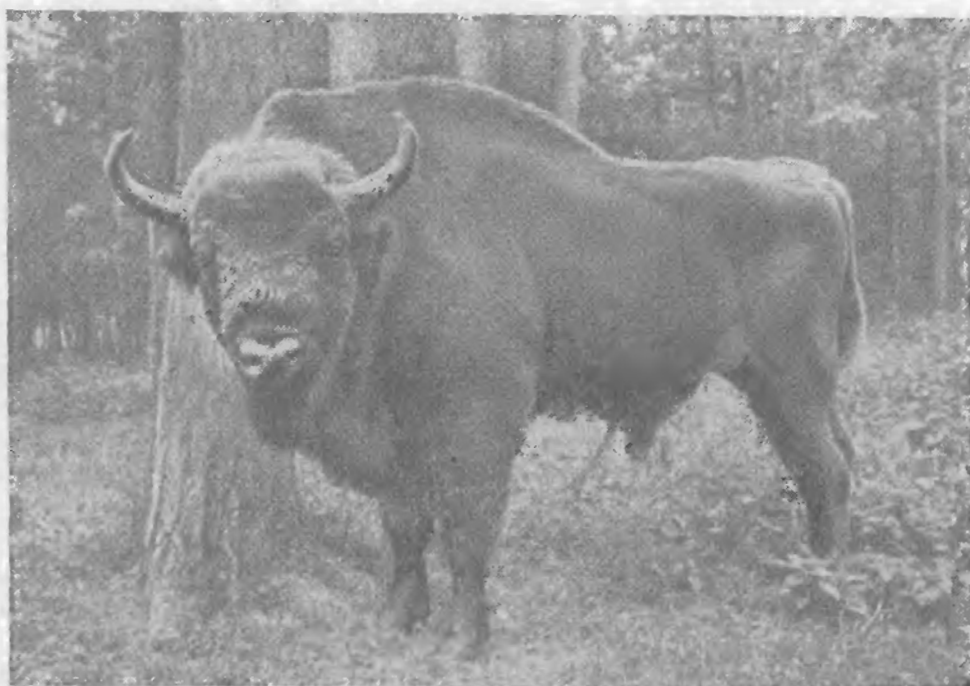


Рис. 1. Беловежский зубр, самец «Бархат» из Центрально-зубрового питомника. Фот. А. Г. Сергеева.



Рис. 2. Бизон, самец. С открытки Corp. Detroit Photographic Co.

ного покрова головы, как и передней части туловища, у бизонов — вторичные половые признаки, поскольку они ярче всего выражены у самцов,<sup>10</sup> но почему эти особенности у бизонов и зубров выражены по-разному, говорить затруднительно.

Одно из основных различий между зубром и бизоном — большая величина последнего — может объясняться, с одной стороны, более благоприятными условиями существования в степях (прериях), лучшей обеспеченностью и высокой питательностью кормов, с другой стороны, крупные размеры зверя, в особенности ведущего стадный образ жизни, облегчают защиту от волков. Более уплощенная, сжатая с боков грудная клетка



Рис. 3. Кавказский зубр. Фот. Ютнера.

Единственная фотография ископного кавказского зубра в естественной обстановке. По: Pfizenmaier, 1929.

зубра обеспечивает ему лучшую проходимость в густых зарослях кустарников и деревьев. Наконец, более длинный хвост зубра может быть связан с обилием насекомых-кровососов в лесной обстановке.

Еще труднее связать с особенностями образа жизни и направлением специализации различия в посткраниальном скелете между зубром и бизоном. О значении узкой грудной клетки и слабоизогнутых ребер у зубра говорилось раньше. Эйрисомность (широкотелость) бизона находит выражение не только в ширине грудной клетки, но и в массивности, высоких широтных индексах трубчатых костей. То и другое, вероятно, связано с более благоприятными в общем условиями существования степного вида, о которых упоминалось при рассмотрении различий в величине животных.

Относительная высоконоготь зубра по сравнению с бизоном противоречит закономерности, установленной для других копытных. Известно, что обитатели открытых ровных ландшафтов (газели по сравнению с лесными

<sup>10</sup> У зубров наблюдаются обратные отношения.

«антилопами», бараны по сравнению с козлами) имеют относительно длинные конечности, приспособленные к быстрому бегу. Казалось бы, бизон должен быть (абсолютно и относительно) высоконогим, что на самом деле не имеет места. Объясняется это противоречие, по моему мнению, довольно просто; все высоконогие обитатели открытых ландшафтов используют свою способность к быстрому бегу в целях спасения от врагов или для преодоления больших расстояний в поисках воды и пищи. Быки же (подтриба *Bovina*) — вообще коротконогие, тяжелого строения звери, не способные к быстрому бегу на сколько-нибудь значительное расстояние. В свое время еще Г. П. Карпов (1903) и Д. П. Филатов (1910) о зубре, а Гарретсон (Garretson, 1938) о бизоне писали, что они необычайно, при определенных условиях, подвижные животные. Но это совсем не та подвижность, которую приходится наблюдать у степных или пустынных антилоп — сайги (*Saiga tatarica*) или джейрана (*Gazella subgutturosa*). Зубр может с живостью двигаться среди кустарника и на лужайке, срывая излюбленные растения и листочки, быстро отреагировать на незнакомый звук или запах и незаметно исчезнуть, но в беге, как и бизон, спасения искать не будет. Может быть, это будет натяжкой, но некоторая по сравнению с бизоном высоконогость зубру полезна, поскольку в его пищевом рационе древесный корм (кора, листья, ветки) играет существенное значение. Бизону же при питании наземной растительностью, несомненно, выгодны короткие ноги и длинная шея. Наконец, низкозадость и шилозадость, о которых пишется как о характерных особенностях бизона, кажущиеся и обуславливаются, помимо несколько короткого таза, также непропорционально развитой холкой с длинной лопаткой и еще более длинными остистыми отростками первых грудных позвонков.

Различия между зубром и бизоном как в экстерьерных особенностях, так и в скелете, таким образом, несомненны. Не так просто обстоит вопрос об отличиях в пределах вида *Bison bonasus*. Диагностическим и биологическим особенностям кавказского и беловежского зубров посвящены работы Сатунина (Туркин и Сатунин, 1904), Пфиценмайера (Pfizenmayer, 1929), Флерова (1932, 1965), Болькена (Bohlken, 1967) и Заблоцкого (1956, 1965, 1968). К особенностям экстерьера кавказского зубра относились его несколько меньшие размеры и более легкое телосложение, более высокий постав конечностей (Флеров, 1932),<sup>11</sup> короткое туловище (Заблоцкий, 1968), умеренно развитый горб и более покатая спина (Заблоцкий, 1968), короткие и высокие округлые копыта (Pfizenmayer, 1929; Флеров, 1932), еще более короткие, чем у беловежского зубра, волосы на бороде и на нижней стороне шеи, курчавая, мелкими завитками шерсть по всему телу, более темная окраска и несколько иной характер изгиба рогов (Pfizenmayer, 1929).

Часть из приведенных отличий, по-видимому, основана на субъективных впечатлениях. Так, уже упоминалось, что представление о меньших размерах кавказского зубра при исследовании черепа и посткраниального скелета не подтвердилось. То же самое можно сказать о высоко- или низконогости или о легкости телосложения. Что касается формы копыт, то на фотографиях в работе Пфиценмайера (Pfizenmayer, 1929) у кавказского зубра копыта действительно кажутся более короткими и крутыми. Но, во-первых, это фотографии чуеи, во-вторых, на высохших музейных экземплярах едва ли можно вообще уловить такие детали, как форма копыта у зубра. Мною были произведены измерения длины по переднему краю и длины подошвы III фаланги передних и задних пальцев на скелетах беловежских и кавказских зубров. Результаты не подтвердили представления о коротких и

<sup>11</sup> По Заблоцкому (1968), кавказский зубр, наоборот, более коротконогий.

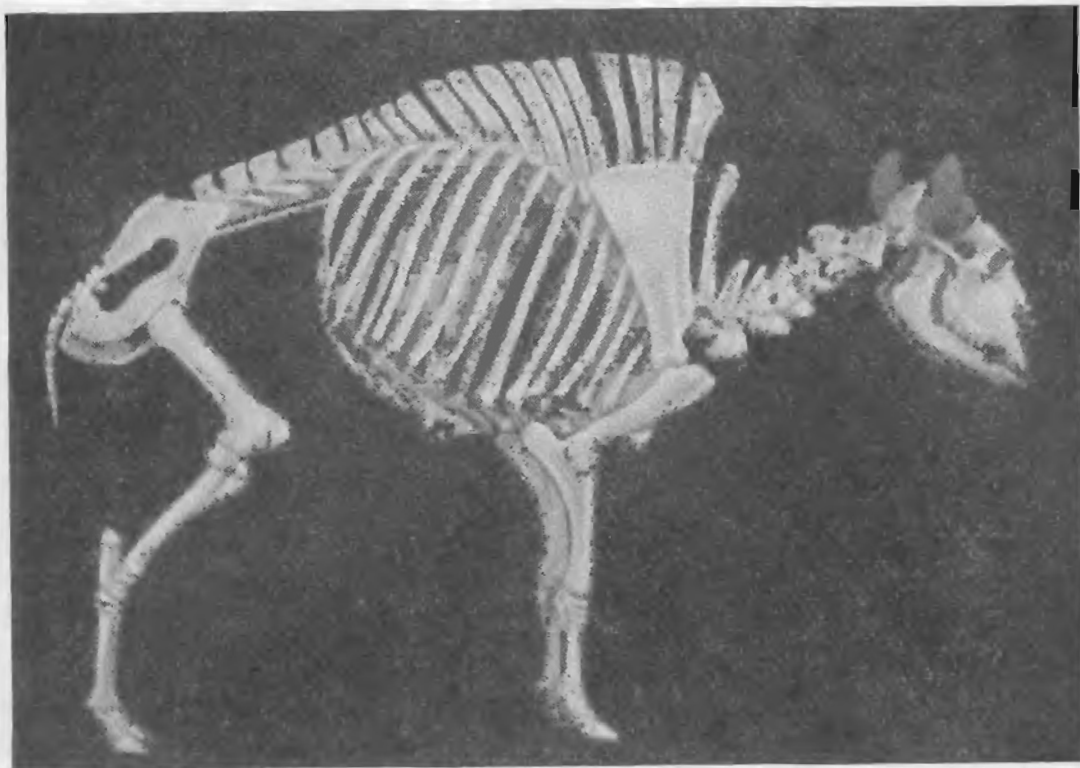


Рис. 4. Скелет бизона. Kühn-Museum, Halle (Saale). По: Heck, 1968.

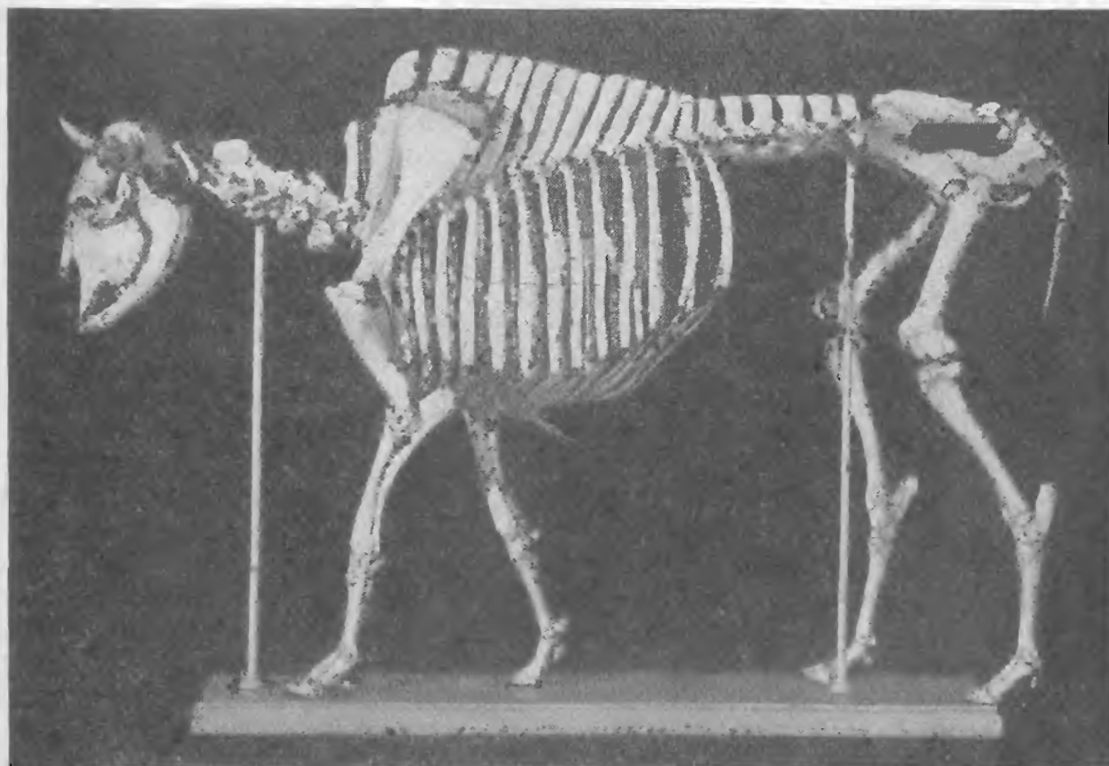


Рис. 5. Скелет кавказского зубра, самца. Зоологический музей АН СССР, № 7939 (оригинал).

крутых копытах у кавказского подвида. Практически и размеры, и пропорции копытных фаланг у обоих оказались одинаковыми.

Вообще отличия между кавказским и беловежским зубрами в посткраниальном скелете, как мы уже видели, незначительны, по сути ограничиваются некоторой массивностью костяка, низкопередостью первого и не имеют абсолютного значения, указывая лишь определенные тенденции развития этой формы. И хотя Пфизенмайер (Pfizenmayer, 1929) характеризует кавказского зубра как приспособленную к жизни в горах форму, приведенные особенности его морфологии не позволяют поставить их в связь с условиями существования. Трудно не согласиться с М. А. Заблоцким (1965), считающим, что кавказский зубр мало адаптирован к горным условиям. Это вполне понятно: видимо, как и его беловежский собрат, он был жителем равнин и обитателем горных лесов стал в результате освоения человеком предгорных равнин Кавказа. Н. В. Туркин и К. А. Сатунин (1904) указывали, что раньше зубр встречался в низинных местах Кавказа вплоть до морского побережья, «в горы же он забрался исключительно вследствие преследования со стороны человека». По-видимому, вообще относительно недавно произошло разобщение единого ареала восточноевропейского зубра. Н. К. Верещагин (1959) отмечает, что в «средние века кавказская популяция зубров еще имела, по-видимому, связи с популяцией зубров Восточной Европы по лесистой долине Дона».

В заключение я позволю себе остановиться на том, что дают результаты изучения посткраниального скелета для выяснения вопроса о филогенетических отношениях и систематическом ранге отдельных форм рода *Bison*, в первую очередь беловежского и кавказского зубра, а также степного бизона. Впервые описавший неполную шкуру зубра с Кавказа К. Бэр (Baer, 1836) не смог обнаружить ее отличий от шкуры беловежского зубра. Как самостоятельный подвид *B. bonasus caucasicus* кавказский зубр был описан К. А. Сатуниным (Туркин и Сатунин, 1904). Хильдхаймер (Hilzheimer, 1909), а вслед за ним Цуковский (Zukowsky, 1924) и Пфизенмайер (Pfizenmayer, 1929) склонны были отличиям кавказской формы придавать видовое значение. Однако большинство исследователей, в том числе в последнее время И. И. Соколов (1959), К. К. Флеров (1965) и М. А. Заблоцкий (1968), рассматривают кавказского зубра как подвид *B. bonasus*, а Болькен (Bohlken, 1967) — даже как подвид единого вида *B. bison*, отличающийся от беловежского лишь некоторыми особенностями черепа, характера и окраски волосяного покрова. Исследование посткраниального скелета не внесло ничего нового: различия между кавказским и беловежским зубром имеются, но они не превышают подвидового ранга и свидетельствуют о большой филогенетической близости этих подвидов, гораздо большей, чем близость между зубром и бизоном.

Со времен Линнея бизон (*B. bison*) и зубр (*B. bonasus*) рассматриваются как хорошие самостоятельные виды, несмотря на то что они при скрещивании дают вполне плодовитое потомство. Как мы уже видели, они хорошо отличаются не только по величине, экстерьеру, краниологическим особенностям, но и по посткраниальному скелету. Различия по всем этим признакам между зубром и бизоном значительно больше, чем между подвидами зубра, что указывает на более длительный путь эволюции каждой из дивергировавших ветвей. Однако Болькен (Bohlken, 1967) в весьма обстоятельной работе, проведя аллометрический анализ черепов *B. bonasus* и *B. bison*, показал, что изменение пропорций черепов обеих форм охватывается простой аллометрией, что все особенности пропорций определяются размерами черепа, более крупного у *B. bison*. На этом основании он отрицает видовую самостоятельность зубра и бизона, объединяет их в один вид *B. bison* L. с четырьмя подвидами: *bison*, *bonasus*, *athabasca* и *caucasicus*.



Не отрицая значения математических методов, в том числе и метода аллометрии, при выяснении случаев сомнительного систематического родства, я не могу согласиться с автором этой весьма интересной работы. По моему мнению, если две формы (или популяции) достаточно давно изолированы и, не скрепчиваясь в естественной обстановке, пройдя самостоятельный путь эволюции, приобрели реальные (статистически достоверные) морфологические отличия, то, независимо от потенциальной способности к скрепчиванию, они должны рассматриваться как самостоятельные виды. Здесь мы имеем случай, когда расхождение ветвей единого ствола *Bison* произошло, по-видимому, не позднее верхнего или даже среднего плейстоцена. Морфологические различия между ними, хотя бы в общих размерах животных, несомненны.

Кроме того, система должна отражать филогенетические отношения, результат эволюционного процесса. Кавказский и беловежский зубры, несомненно, и филогенетически (по времени их дивергенции), и морфологически более близки друг к другу, чем каждый из них к бизону.

Поэтому я полагаю, что группа форм рода *Bison* включает два вида — *B. bison* L. и *B. bonasus* L. Последний должен рассматриваться как состоящий из двух подвидов — *B. bonasus bonasus* L. и *B. bonasus caucasicus* Satunin. Что касается американского лесного бизона (форма *athabascæ*), то я воздерживаюсь от точного определения его места в системе рода *Bison*: если Скиннер и Кайзен (Skinner a. Kaisein, 1947) правы в том, что он является прямым потомком общего со степным бизоном предка *B. occidentalis*, то его следует считать подвидом бизона *B. bison athabascæ* Rhoads. Если стать на точку зрения К. К. Флерова и М. А. Заблоцкого (1961), то он должен рассматриваться как самостоятельный вид *B. athabascæ* Rhoads, поскольку имеет независимое от *B. bison* происхождение.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Б и б и к о в а В. И. 1958. О некоторых отличительных чертах в костях конечностей зубра и тура. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, отд. биол., 63, 5 : 23—35.
- В е р е щ а г и н Н. К. 1959. Млекопитающие Кавказа. Изд. АН СССР, М.—Л. : 1—704.
- Г р о м о в а В. И. 1935. Первобытный зубр (*Bison priscus*) в СССР. Тр. ЗИН АН СССР, 2 : 77—202, табл. I—XII.
- Г р о м о в а В. И. 1950, 1960. Определитель млекопитающих по костям скелета. Вып. 1, Тр. Комисс. по изуч. четвертичного периода, IX, 1950 : 1—239; вып. 2, там же, XVI, 1960 : 1—117.
- З а б л о ц к и й М. А. 1956. Государственная племенная книга зубров и бизонов. Изд. Министерства сельск. хоз. СССР, М. : 1—116.
- З а б л о ц к и й М. А. 1960. Опыт использования межвидовых гибридов зубр×бизон и межродовых гибридов бизон×крупный рогатый скот для выведения чистопородных зубров. В сб.: Отдаленная гибридизация растений и животных, Изд. АН СССР, М. : 369—390.
- З а б л о ц к и й М. А. 1965. Отличительные особенности беловежского и кавказского типов зубра и их помесей между собой. Матер. I и II Польско-советской конф. по развед. зубров в Беловежской Пути. Варшава : 37—44.
- З а б л о ц к и й М. А. 1968. Зубр и его восстановление в СССР и за границей. Докл. на соиск. учен. степ. канд. биол. наук. Серпухов : 1—42.
- К а р ц о в Г. П. 1903. Беловежская Пуща. Изд. А. Ф. Маркса, СПб. : I—XV, 1—409.
- (П а в л о в а М.) P a w l o w a M. 1907. Etudes sur l'Histoire paléontologique des ongulés. IX. Selenodontes pasttertiaires de la Russie. Зап. имп. Акад. наук, VIII сер. по физ.-мат. отд., XX, 1 : 1—95.
- П а в л о в а М. В. 1925. Ископаемые млекопитающие из Тираспольского гравия Херсонской губернии. Мемуары геол. отд. Общ. любит. естествозн., антропол. и этногр., 3 : 1—76, табл. I—IV.
- С о к о л о в И. И. 1953. Опыт естественной классификации полорогих (*Bovidae*). Тр. ЗИН АН СССР, 14 : 1—295.
- С о к о л о в И. И. 1959. Копытные звери (отряды *Perissodactyla* и *Artiodactyla*). Фауна СССР. Млекопитающие, пов. сер., 71, I, 3 : 1—639.

- Соколов И. И. 1960. Морфология пород домашних овец в связи с условиями среды и характером продуктивности. Изд. АН СССР, М.—Л.: 1—204.
- Туркин Н. В. и К. А. Сатунин. 1904. Звери России, IV, 9. М.: 491—494.
- Фидатов Д. П. 1940. Летняя и зимняя поездки в с.-з. Кавказ в 1909 г. для ознакомления с кавказским зубром. Ежегодн. Зоол. музея АН, XV, 4: 0174—0217, табл. IX—X.
- Флеров К. К. 1932. Обзор диагностических признаков беловежского и кавказского зубров. Изв. АН СССР, отд. матем. и естеств. наук, 10: 1579—1590.
- Флеров К. К. 1965. Сравнительная краниология современных представителей рода *Bison*. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, отд. биол., 70, 1: 40—54.
- Флеров К. К. и М. А. Заблочкий. 1961. О причинах изменения ареала бизонов. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, отд. биол., 66, 6: 99—109.
- Черский И. Д. 1891. Описание коллекции послетретичных млекопитающих, собранных Новосибирской экспедицией 1885—1886 гг. Зап. имп. Акад. наук, LXV, Прилож.: 1—706.
- Allen I. A. 1876. The american bisons living and extinct. Mem. Mus. Compar. Zool. Harvard Coll., 4, 10: I—IX+1—206.
- Baer C. 1836. Note sur une peau d'Aurochs (*Bos urus*) envoyée du Caucase. Bull. Acad. Sci. St. Petersb., 1, 20: 153—155.
- Bohlken H. 1961. Haustiere und Zoologische Systematik. Z. Tierzüchtung u. Züchtungsbiol., 76, 1: 107—113.
- Bohlken H. 1967. Beitrag zur Systematik der rezenten Formen der Gattung *Bison*. H. Smith, 1827. Z. Zool. System. und Evolutionsforsch., 5, 1: 54—110.
- Bojanus L. H. 1827. De uro nostrate eiusque scelecto commentatio. W 140- lecie krytyczne opracowal; komentarzem opatrzył. Mem. Zool., 14, 1965: 1—186.
- Cuvier G. 1825. Recherches sur les ossements fossiles. Ed. 3, IV. Paris: 118.
- Empel W. 1962. Morphologie des Schädels von *Bison bonasus* (Linnaeus, 1758). Acta theriol., 6, 4: 53—111.
- Empel W. a. T. Roskosz. 1963. Das Skelett der Gliedmassen des Wisents, *Bison bonasus* (Linnaeus, 1758). Acta theriol., 7, 13 (Bisoniana, X): 259—300.
- Fuller W. 1959. The horns and teeth as indicators of age in bison. J. Wildlife Manag., 23, 3: 342—344.
- Garretson M. S. 1938. American bison; the story of its extermination as a wild species and its restoration under federal protection. N. Y.: 1—254.
- Hock H. 1968. Der Bison (*Bison bison*). Wittenberg—Luterstadt: 1—63.
- Hilzheimer M. 1909. Wisent und Ur im k. Naturalienkabinett zu Stuttgart. Jahresh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg, LXV: 241—269.
- Jusko J. 1953. Sexual dimorphism of bison's (*Bison bonasus*) skeleton. Folia Morphol., 4, 1: 1—30.
- Koch W. 1932. Über Wachstums und Altersveränderung am Skelett des Wisents. Abhandl. Bayer. Akad. Wiss. Math.-naturwiss. Kl., Suppl., 15: 555—678.
- Koch W. 1934—1935. The age order of epiphyseal union in the skeleton of the european bison (*Bison bonasus*). Anat. Rec., 61: 371—376.
- Krysiak K. 1951. Wiezadto karkowe (*Ligamentum nuda*) zubra, *Bison bonasus*. Folia Morphol., 2, 10: 271—283.
- Krysiak K. a. K. Swieczynski. 1967. The present state of research on the morphology of the european bison. Acta theriol., 12, 22: 339—348.
- Lenmann U. 1949. Der Ur im Diluvium Deutschland und seine Verbreitung. Neues Jahrb. Mineral., Palaeontol. Abhandl., Abt. B, 90, 2: 163—266.
- Lüttichwager H. 1950. Kritische Bemerkungen zur Unterscheidung der Gattungen *Bison* und *Bos* an dem Astragalus Knochen. Anat. Anz., 97, 18: 385—387.
- Millot J. 1945. Les Bisonts europeens des collections du Museum d'Histoire Naturelles. Mammalia, 9, 1: 1—19.
- Olsen S. 1960. Postcranial skeletal characters of *Bison* and *Bos*. Pap. Peabody Mus., Archaeol. a. Ethnol., Harvard Univ., 35, 4: 1—15, Fig. 1—24.
- Pfizenmayer E. W. 1929. Biologische und morphologische Notizen über den Kaukasuswisent. Abh. Bayer. Akad. Wissensch., Mathem. Naturwiss. Abt., Suppl., 11—14: 497—504, Taf. 1—3.
- Roskosz T. 1962. Morphologie der Wirbelsäule des Wisents, *Bison bonasus* (Linnaeus, 1758). Acta theriol., 6, 5: 113—164.
- Roskosz T. a. W. Empel. 1961. The size of the Head and the height of spinous processes in the region of the withers of the European Bison, Acta theriol., 5, 6: 63—71.
- Rütimeyer L. 1861. Fauna der Pfahlbauten in der Schweiz. Basel: 1—248.
- Rütimeyer L. 1867—1868. Versuch einer natürlichen Geschichte des Rindes in seiner Beziehungen zu den Wiederkäuern im allgemeinen. Eine anatomisch-palaeontologische Monographie von Linne's Genus *Bos*. Neue Denkschr. Allgem. Schweiz. Ges. Naturwiss., Abt. I, 22, 1867: 1—102; Abt. II, 23, 1868: 1—175.

- Schert z E. 1936a. Zur Unterscheidung von *Bison priscus* Boj. und *Bos primigenius* Boj. an Metapodien und Astragalus, nebst Bemerkungen über einige diluviale Fundstellen. *Senkenbergiana*, 18, 1/2 : 37—71.
- Schert z E. 1936b. Der Geschlechts-Unterschied an Metapodien von *Bison*. *Senkenbergiana*, 18, 516 : 357—381.
- Siegfried P. 1961. Der Fund eines Wisentskeletts (*Bison bonasus* L.) in Gladbeck/ Westfalen. *Neue Jahrb. Geol. Paläont. Abh.*, 112, 1 : 83—105.
- Skinner M. F. a. O. C. K a i s e n. 1947. The fossil bison of Alaska and preliminary revision of the genus. *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.*, 89, 3 : 123—256.
- Th en i u s E. u. H. H o f e r. 1960. Stammengeschichte der Säugetiere. Berlin—Heidelberg : 1—322.
- Zukowsky L. 1924. Ein Wort über die Notwendigkeit der systematischen Bearbeitung der Wisentreste. *Pallasia. Z. Wirbeltierk.*, 11 : 1—11.
-



П. П. Гамбарян, Г. Н. Орловский, Т. Г. Протопопова,  
Ф. В. Северин и М. Л. Шик

## РАБОТА МЫШЦ ПРИ РАЗНЫХ ВИДАХ ЛОКОМОЦИИ КОШКИ И ПРИСПОСОБИТЕЛЬНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ОРГАНОВ ДВИЖЕНИЯ В СЕМЕЙСТВЕ FELIDAE

### ВВЕДЕНИЕ

Сведения о строении скелета и мышц млекопитающих приводятся многими авторами. О функции же их, наоборот, известно очень мало. Даже самых общих сведений о работе локомоторного аппарата, касающихся всех млекопитающих, недостаточно. Поэтому главной задачей нашего исследования было экспериментальное выяснение на домашней кошке ряда общих вопросов: 1) в чем состоит функциональное значение совместной работы морфологически связанных мышц; 2) в какой фазе шага активны двусуставные и односуставные мышцы; 3) как зависит режим работы мышц от интенсивности локомоций; 4) как связаны изменения длины мышц и режим их активности; 5) каковы биохимические показатели отталкивания кошки во время прыжка. Кроме того, исследовалась морфология мышц задних конечностей ряда кошек. Характер локомоции у всех кошек очень схож, и только для гепарда (*Acinonyx jubatus*) можно отметить более быстрое чередование прыжков, позволяющее ему развивать большие скорости. Эти исследования послужили основой для еще одной задачи — выяснения путей изменения органов движения у представителей сем. *Felidae* в связи с приспособлением к быстрой наземной локомоции.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для решения поставленных задач нами проводились исследования биомеханики шага и прыжка, электрической активности мышц при разных видах локомоции (шаг, рысь, галоп) домашней кошки и морфологии органов движения у разных представителей сем. *Felidae*. Биомеханика шага и прыжка изучалась с помощью рапидкиносъемок. Подробный анализ механики движения был произведен на двух типах локомоции: шаг со скоростью 0,9 м/сек. и прыжок на 170 см. Скорость съемок во время прыжка была равна 260 кадрам в 1 сек. На фазу опоры приходилось 100 кадров, из которых для анализа динамики перемещения центра тяжести с 22 кадров увеличены контуры кошки до естественных размеров: до 55-го кадра каждый 11-й, а с 55-го — каждый третий. С этих кадров сделаны картонные модели, по которым и определялась динамика центра тяжести.

Для анализа кинематики задней конечности и хода изменения длины ее мышц в фазе опоры во время прыжка в 1-м, 49-м, 61-м, 73-м, 85-м, 94-м, 97-м, 100-м кадрах, увеличенных до естественных размеров кошки, врисовывался скелет (нарастание частоты избранных для анализа кадров объясняется более резким изменением в суставах конечностей к концу фазы опоры).

Скорость съемок при шаге была равна 160 кадрам в 1 сек. При этой скорости цикл работы одной конечности занимал 76 кадров, из них на фазу опоры приходилось 45, а на фазу переноса 31. Для анализа изменений длины мышц и кинематики задней конечности на протяжении цикла ее работы во время шага было увеличено до размеров кошки 19 кадров (каждый четвертый). Из них 10 кадров приходилось на фазу опоры, семь на фазу переноса, а 1-й, 45-й, 76-й<sup>1</sup> кадры были промежуточными. Во все кадры врисовывался скелет с нанесенными точками прикрепления мышц. Затем измерялись углы в суставах и длина мышц на каждом кадре.

Регистрация электрической активности ЭМР (электромиограмма) при естественной локомоции — довольно трудная задача. Такое исследование при ходьбе и рыси было проделано Энгбергом и Лундбергом (Engberg a. Lundberg, 1962; Engberg, 1964) на восьми мышцах задней конечности. Эти данные мы использовали для контроля. При изучении работы мышц в разных режимах локомоции ЭМГ нами регистрировалась у мезэнцефалических кошек при управляемой локомоции (Шик и др., 1966). Локомоция, вызываемая электрическим раздражением мозгового ствола, у кошки, лишенной больших полушарий и промежуточного мозга, — это, конечно, неестественное передвижение интактного (нормального) животного. Однако по ряду существенных признаков координация движений при такой управляемой локомоции не отличается от естественной (Шик и др., 1966). Оперированная кошка с управляемой локомоцией обладает с точки зрения экспериментатора следующими достоинствами. Во-первых, вшивание электродов и техника отведения ЭМГ, несомненно, проще, чем у интактного животного. Во-вторых, при управляемой локомоции имеет место хорошая воспроизводимость движений от шага к шагу. В-третьих, двигательная активность находится под контролем исследователя. Меняя силу раздражения мозгового ствола и скорость движения ленты третбана, можно определять основные характеристики локомоции. Изменяя же эти параметры по отдельности, можно выяснить, с чем связаны различные характеристики работы мышц при локомоции. Использование мезэнцефалических кошек позволяет повторно вызвать нужный вид локомоции.

Мы зарегистрировали ЭМГ 19 разных мышц задней конечности во время ходьбы, рыси и галопа. При этом оказалось, что активность в цикле тех четырех мышц, которые были систематически исследованы как Энгбергом (Engberg, 1964)<sup>2</sup> у интактного животного, так и нами на мезэнцефалических кошках, почти одинакова. Это позволяет предположить, что ЭМГ и остальных мышц, полученных в острых опытах, близка к естественной. В пользу такого предположения свидетельствуют также хорошее соответствие между ЭМГ работ мышц в цикле и соответствующими заключениями, сделанными нами на основании сведений о морфологии мышц и на базе кинематических исследований локомоции у интактных кошек.

На ряде представителей сем. *Felidae* было проведено исследование морфологии мышц (табл. 1). Все мышцы взвешивались, зарисовывалась площадь их прикрепления на костях, изучались их структура и взаимоотношение. Сравнительный анализ этих данных у всех исследованных кошек позволил выделить группы мышц, наиболее отличающихся у гепарда от таковых у остальных кошек, что, по всей вероятности, объясняется специализацией к быстрой наземной локомоции.

#### КРАТКИЕ СВЕДЕНИЯ ПО БИОЛОГИИ КОШЕК

Сем. *Felidae* в настоящее время включает много видов р. *Felis* и один вид р. *Acinonyx*. Как современные представители семейства, кроме гепардов, так и все их ближайшие вымершие предки, к которым относятся более 20 родов трех подсемейств, обладали и обладают втяжными когтями, чем они резко отличаются от других хищников (Громова, 1962). Вероятно, эта особенность, свойственная всем кошкам, связана с определенным способом охоты. Для кошек характерно подкрадывание к добыче с тем, чтобы одним или несколькими большими прыжками ее настичь. Из кошек только гепард, житель открытых пространств, где подползти к жертве затруднительно, приспособлен к стремительному бегу на короткие расстояния. Если гепард на первых 500—600 м не догоняет добычу, то преследование он обычно прекращает (Hildebrand, 1960).

Во время прыжков кошки одновременно отталкиваются двумя задними конечностями и приземляются на две или последовательно на одну за дру-

<sup>1</sup> 1-й и 76-й кадры идентичны.

<sup>2</sup> После того как эта статья уже была сдана в печать, было опубликовано велико-лепное электромиографическое исследование естественной ходьбы кошки (см.: Engberg J., Lundberg A. 1969. An electromyographic analysis of muscular activity in the hindlimb of the cat during unrestrained locomotion. Acta physiol. Scandinavica, v. 75, № 4: 614—630).

Относительный вес мышц задних конечностей у представителей сем. *Felidae* (процентное отношение к сумме веса мышц задних конечностей)

Группа мышц	<i>Acinonyx jubatus</i> (4)	<i>Felis tigris domestica</i> (3)	<i>Felis chaus</i> (3)	<i>Felis manul</i> (1)	<i>Felis caracal</i> (1)	<i>Felis lynx</i> (3)	<i>Felis concolor</i> (4)	<i>Felis pardus</i> (5)	<i>Felis panthera</i> (1)	<i>Felis onca</i> (2)	<i>Felis leo</i> (3)
Разгибатели тазобедренного сустава . . .	55.7	49.1	44.2	46.8	48.4	48.4	51.4	47.3	47.1	50.7	50.4
ягодичная . . . . .	6.1	4.7	5.6	5.4	3.8	5.2	5.8	5.7	6.4	7.7	8.3
короткие заднебедренные . . . . .	22.7	14.4	14.2	17.4	17.2	15.6	17.6	15.4	12.9	17.0	18.3
длинные заднебедренные . . . . .	26.9	30.0	24.4	24.0	27.4	27.6	28.0	26.2	28.8	26.0	23.8
Сгибатели тазобедренного сустава . . . . .	13.6	12.4	11.5	12.9	15.8	12.2	13.5	13.2	14.0	13.5	14.0
Разгибатели коленного сустава . . . . .	12.0	11.3	16.2	14.5	12.5	12.8	12.0	11.9	12.4	12.6	16.0
Икроножные . . . . .	2.7	8.7	9.7	8.2	7.5	6.4	5.8	7.3	8.7	7.3	6.0
Сгибатели пальцев . . . . .	2.5	2.5	2.9	3.4	2.6	2.3	3.1	2.7	2.2	3.5	2.8
Сгибатели голеностопного сустава . . . . .	2.9	3.3	3.5	3.4	3.6	3.3	3.5	3.7	4.2	3.5	3.8

Примечание. Некоторые мышцы не входят ни в одну из групп, поэтому сумма всех групп мышц менее 100%. Коэффициент вариации относительного веса каждой группы мышц, вычисленный по трем и более экземплярам, ни в одном случае не превышал 10%. Цифры в скобках — количество проанализированных животных.

гой передние конечности. Интересно, что при полупарном галопе, скоростном аллюре, характерном для большинства кошек, после синхронного отталкивания двумя задними конечностями наступает стадия свободного полета. Эта стадия оканчивается приземлением на одну, а затем и на другую переднюю конечность. Гепарды же во время преследования добычи развивают более экономичный и выгодный по скорости движения латеральный галоп, при котором задние конечности перед стадией полета отталкиваются одна за другой. Однако при замедлении бега и гепарды переходят на типичный полупарный галоп, характерный для других кошек (Hildebrand, 1962). Последнее обстоятельство может свидетельствовать о том, что предки гепарда охотились, как и все кошки, а затем в связи с переходом к обитанию в открытых пространствах их способ охоты изменился.

Все кошки имеют свои охотничьи участки, в день большинство крупных кошек в среднем покрывает расстояния, превышающие 50 км и более (Байков, 1915; Капланов, 1948). Во время этих переходов кошки обычно передвигаются нормальным шагом (рис. 1, а) или рысью. На полупарный галоп (рис. 1, б) они переходят лишь при опасности или во время преследования добычи. От преследования добычи, если она не бывает схвачена в первые секунды, кошки обычно отказываются.

Таким образом, кошки приспособлены к большим прыжкам, по типу которых строится скоростной аллюр большинства кошек — полупарный галоп, а у гепарда приспособление к большим прыжкам заменяется специализацией в беге на короткие расстояния — 500—600 м.

#### МОРФОЛОГИЯ МЫШЦ ЗАДНЕЙ КОНЕЧНОСТИ ДОМАШНЕЙ КОШКИ

Нами исследовались почти все мышцы задней конечности кошки. Цикл движения каждой конечности при любом виде локомоции делится на две фазы, и каждая фаза — на два периода: фаза опоры — на подго-

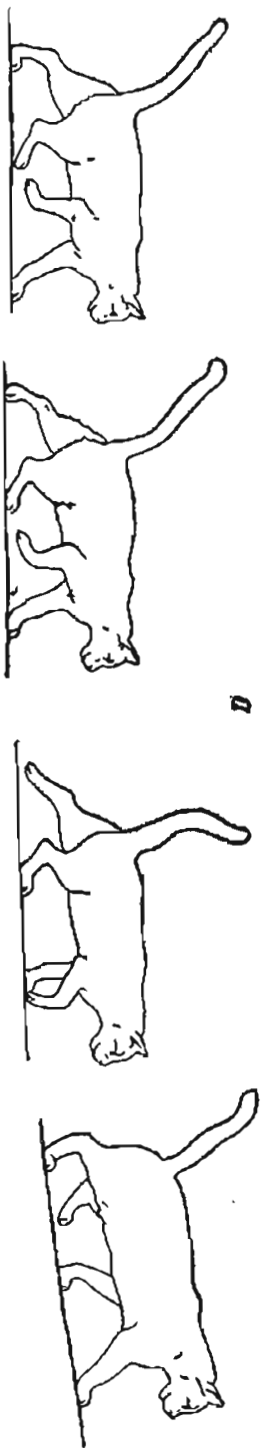


Рис. 1. Типы локомоции у кошки. Фото Г. П. Гавбаряца.  
 а — нормальный шаг, б — галоп, в — копка перед приземлением (прыжок на 170 см).

товительный и разгонный, а фаза переноса — на подтягивающий и установочный периоды (рис. 2, а). В подготовительном периоде фазы опоры происходит сгибание в коленном и голеностопном суставах, а в разгонном — разгибание. В подтягивающем периоде фазы переноса в этих суставах происходит сгибание, а в установочном — разгибание. В тазобедренном суставе имеет место сгибание в фазе переноса, а в самом конце

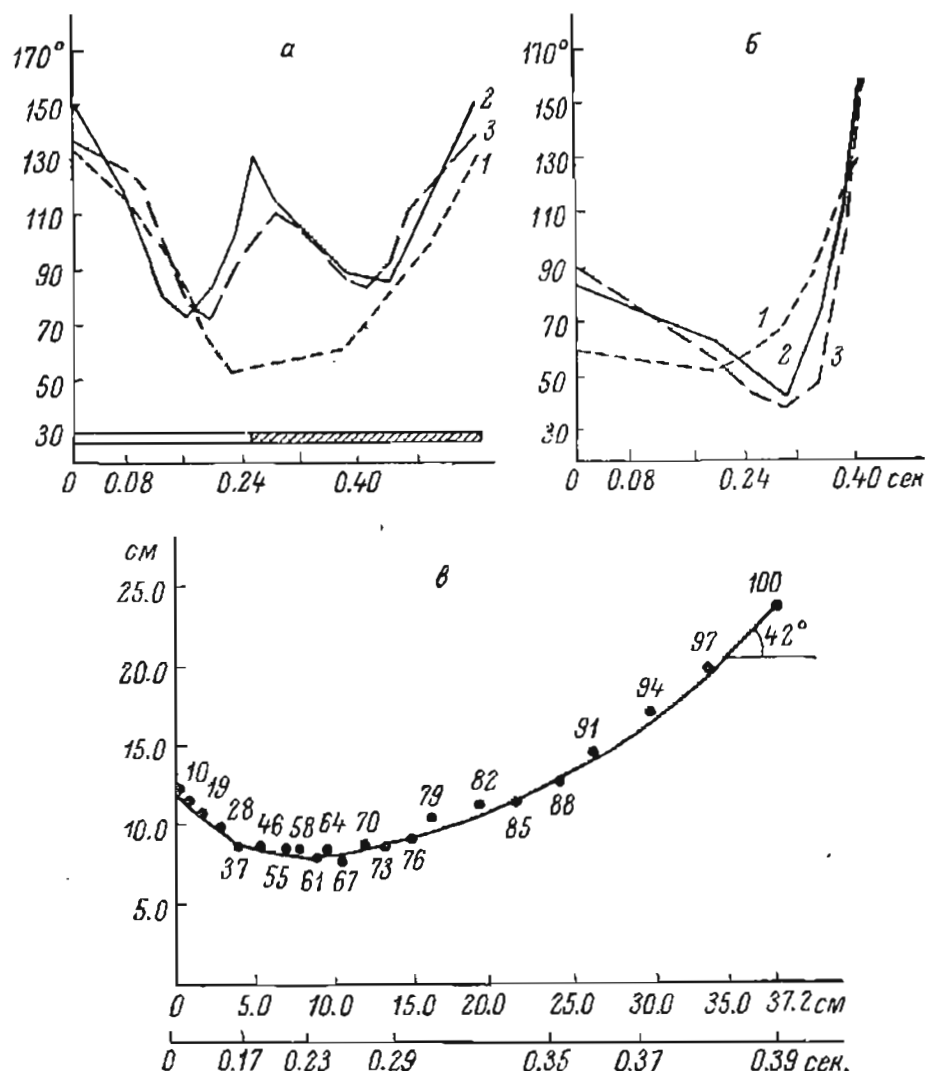


Рис. 2. Изменение углов в суставах задней конечности.

а — полный цикл при ходьбе (линейка внизу: заштрихованная часть — фаза опоры, незаштрихованная — перенос); б — фаза опоры перед прыжком; в — траектория центра тяжести в фазе опоры перед прыжком кошки (цифры на кривой — номера кадров при съемке). 1 — тазобедренный сустав; 2 — коленный сустав; 3 — голеностопный сустав.

установочного периода начинается разгибание, которое продолжается в течение всей фазы опоры. Таким образом, можно считать, что направление движения в тазобедренном суставе меняется два раза, а в коленном и голеностопном суставах — четыре раза в цикле. Основное перемещение конечностей во время локомоции происходит в парасагиттальной плоскости и обеспечивается работой мышц в тазобедренном, коленном и голеностопном суставах. Поэтому для понимания действия мышц задней конечности в цикле можно ограничиться рассмотрением строения сгибателей и разгибателей этих суставов.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ПРОВЕДЕННЫХ ЭКСПЕРИМЕНТОВ

### Локомоция пинтактной кошки

Общий размах сгибательно-разгибательных движений в опорной фазе шага (рис. 2, а) заметно меньше, чем во время прыжка (рис. 2, б). Во время прыжка минимальная величина угла в тазобедренном суставе достигает  $53^\circ$ , а в опорной фазе шага —  $58^\circ$ , соответственно в коленном суставе  $43^\circ$  и  $85^\circ$ , голеностопном  $40^\circ$  и  $83^\circ$ . Максимальные величины углов для тазобедренного сустава были примерно равны при обоих видах движения и составляли  $135^\circ$  для прыжка и  $130^\circ$  для шага. Коленный сустав разгибается во время прыжка до  $158^\circ$ , а при шаге до  $148^\circ$ , а голеностопный соответственно до  $150^\circ$  и  $138^\circ$ . Если к тому же учесть, что разгибание всех суставов завершается у кошки во время прыжка за 0.19 сек. (тазобедренный сустав) и 0.10 сек. (коленный и голеностопный суставы), а при шаге — за 0.35 сек. (тазобедренный сустав) и 0.20 сек. (коленный и голеностопный суставы), то становится очевидной заметно большая скорость разгибания суставов задней конечности во время прыжка по сравнению с шагом.

Т а б л и ц а 2

Анализ траектории центра тяжести в фазе опоры во время прыжка на 170 см

Кадры (от—до)	Время, сек.	Расстояние, см	Скорость, м/сек.	Разница скоростей, м/сек.	Среднее время изменения скорости, сек.	Ускорение, м/сек.
0—37	0.144	4.9	0.34	0.1	0.112	0.9
37—58	0.080	3.5	0.44	0.58	0.068	8.5
58—73	0.057	5.8	1.02	0.88	0.057	15.4
73—88	0.057	10.8	1.90	0.95	0.045	21.1
88—97	0.034	13.1	2.85	1.35	0.022	61.5
97—100	0.011	4.6	4.20			

Столь быстрые изменения суставных углов на протяжении фазы опоры прыжка приводят к большому ускорению центра тяжести (рис. 2, в), которое превышает  $60 \text{ м/сек}^2$ . (табл. 2). Тем самым нагрузка на одну конечность во время прыжка приближается к трехкратному весу тела. По данным Мантера (Manter, 1938), при медленной ходьбе нагрузка на одну конечность приближается к 40% веса тела. Таким образом, во время прыжка задняя конечность кошки в фазе опоры должна развивать силу, в семь-восемь раз большую, чем при шаге.

Во время прыжка задние конечности начинают заноситься вперед только после приземления на передние конечности (рис. 1, в), и этот перенос может осуществляться в основном за счет инерционных сил. При ходьбе с момента отрыва от земли конечность должна получить положительное ускорение. К концу фазы переноса благодаря отрицательному ускорению движение стопы уменьшается до нуля. В фазе переноса продолжительностью 0.23 сек. происходит сгибание коленного сустава от  $148^\circ$  до  $73^\circ$ , голеностопного — от  $137^\circ$  и до  $70^\circ$ , а затем их разгибание до  $100^\circ$  и  $130^\circ$  (рис. 2, а). При этом угловые скорости и угловые ускорения в фазе переноса при шаге приближаются к таковым фазы опоры прыжка.

Таким образом, во время прыжка и галопа основная нагрузка на локомоторный аппарат приходится на фазу опоры, а при ходьбе активная нагрузка на мышцы задней конечности в фазе переноса мало отличается от таковой фазы опоры.

## Изменение активности и длины мышц задней конечности в локомоторном цикле

Поскольку мышцы тазобедренного сустава являются наиболее мощными, начнем рассмотрение работы мышц задней конечности именно с них. Особенно большое значение в работе задней конечности имеют разгибатели тазобедренного сустава, которые заметно усиливаются при специализации в беге. Так, у гепарда разгибатели тазобедренного сустава составляют 55.7% веса мышц задней конечности, а у других кошек 44.4—52.4%.

**Разгибатели тазобедренного сустава.** К разгибателям тазобедренного сустава относятся три группы мышц: ягодичная, короткая и длинная заднебедренные. Из них ягодичная (рис. 3, а) и корот-

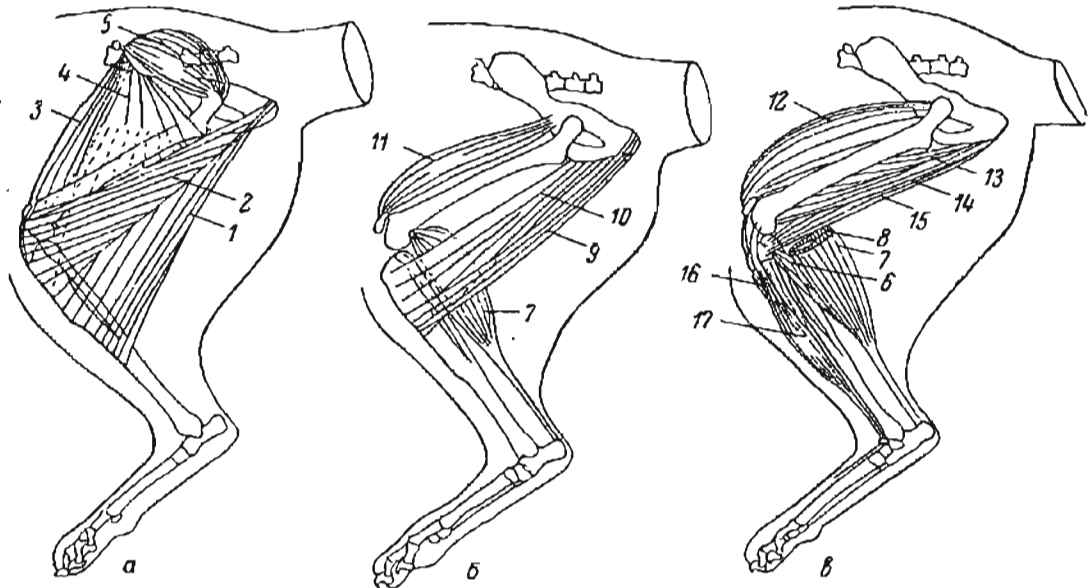


Рис. 3. Мышцы задних конечностей кошки.

а — поверхностный слой; б — средний слой; в — глубокий слой. 1—2 — *m. biceps femoris*: 1 — pars posterior, 2 — pars anterior; 3 — *m. sartorius*; 4 — *m. tensor fasciae latae*; 5 — *m. gluteus medius*; 6 — *m. soleus*; 7 — *m. gastrocnemius*; 8 — *m. semitendinosus*; 9 — *m. gracilis*; 10 — *m. rectus femoris*; 11 — *m. vastus lateralis*; 12 — *m. adductor*; 13 — *m. semimembranosus anterior*; 14 — *m. semimembranosus posterior*; 15 — *m. ext. digitorum longus*; 16 — *m. tibialis posterior*; 17 — *m. peroneus longus*.

кая заднебедренные (рис. 3, в) представляют собой односуставные мышцы, длина которых (рис. 4, е, ж, 5, д, е) изменяется в соответствии с изменением угла в тазобедренном суставе (рис. 2, а, б): возрастает при его уменьшении и уменьшается при его увеличении. В фазе опоры перед прыжком *m. gluteus medius* укорачивается на 18%, а за время опоры при ходьбе — на 14%. Активно же сокращается эта мышца только к концу фазы опоры (рис. 4, б), когда дистальный конец бедренной кости заходит назад, за вертикаль, опущенную из тазобедренного сустава. Вероятно, участие *m. gluteus medius* в создании пропульсивного толчка в конце фазы опоры — важная функция этой мышцы.

Из коротких заднебедренных мышц ЭМГ исследовалась у *m. semimembranosus* и *m. adductor*. Об их длине можно судить по размерам проксимального края *m. semimembranosus* и соответствующего ему дистального края *m. adductor* (рис. 5, д, е). Как видно из рис. 5, д, е, за время опоры при ходьбе эти мышцы укорачиваются на 22%, а во время прыжка — на 20%. *M. semimembranosus* и *m. adductor* активны при ходьбе и галопе от конца переноса и почти до конца фазы опоры, т. е. начало активности

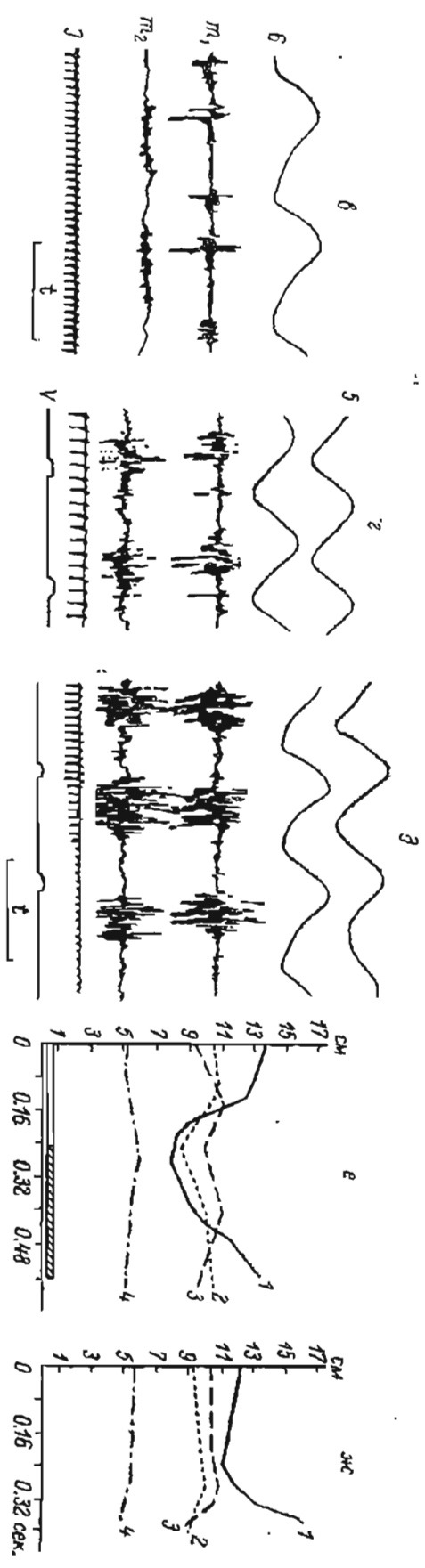
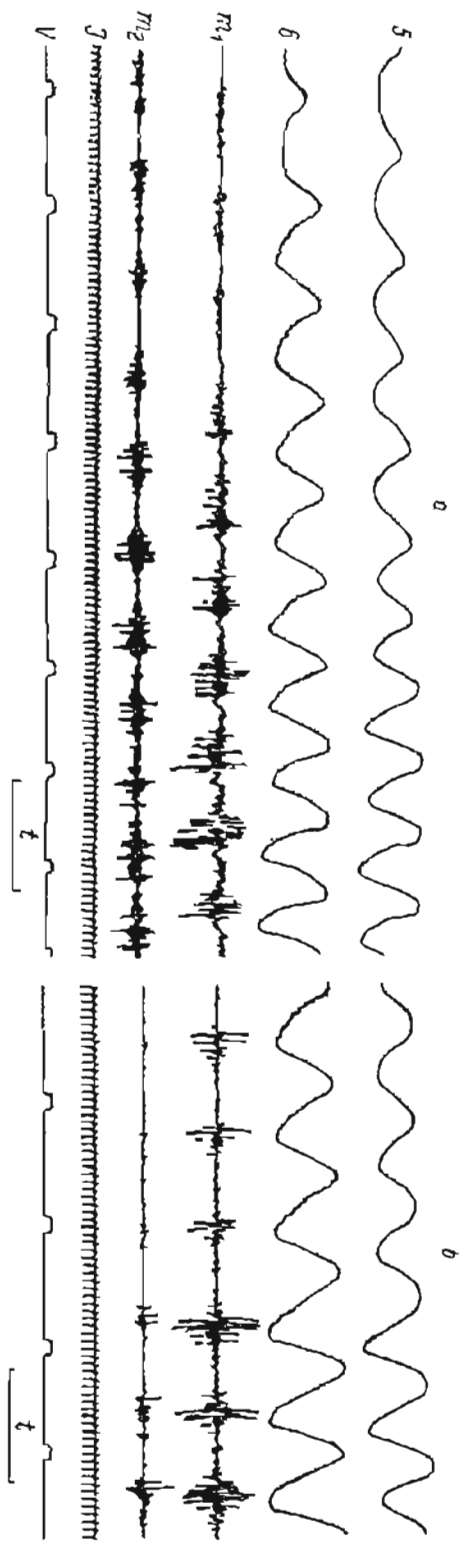


Рис. 4. Электроннограмма.

а — *m. vastus lateralis* ( $m_1$ ), *m. sartorius* ( $m_2$ ), сила раздражения мозгового ствола постепенно увеличивается, переход от ходьбы к галопу; б — *m. gluteus medius* ( $m_1$ ), *m. rectus femoris* ( $m_2$ ), переход с рыси на галоп; в — *m. biceps femoris* разв. ростеет ( $m_1$ ), *m. quadriceps femoris* ( $m_2$ ), ходьба; г — *m. biceps femoris* ( $m_1$ ), *m. adductor* ( $m_2$ ); з — ходьба, д — галоп; е, ж — изменение длины мышц: е — на протяжении цикла при ходьбе, ж — на протяжении фаз опоры перед поступком. 1 — *m. sartorius*; 2 — *m. rectus femoris*; 3 — *m. vastus lateralis*; 4 — *m. gluteus medius*. Обозначения для рис. 4—8: 5—6 — продольные перемещения конечностей; 5 — левой, 6 — правой (отклонение кривых вниз — фаза опоры, вверх — череноса);  $m_1$ ,  $m_2$  — ЭМГ мышц правой конечности; J — отсчета раздражения мозгового ствола; V — скорость движения лопыт тредбана, интервал между отсчетами составляет 0,5 мс, t — отсчета времени 0,5 сек.



этих мышц опережает их укорочение (рис. 5, *a*,  $m_1$ , *e*,  $m_1$  и рис. 4, *z*,  $m_2$ ; *д*,  $m_2$ ). Относительный вес мышц короткой задбедренной группы у гепарда в 1.3—1.8 раз превышает таковой у остальных кошек (табл. 1).

Двусуставность длинных задбедренных мышц и многочисленные морфологические связи каждой из них с другими мышцами определяют сложный характер их работы. Одной из наиболее сложных мышц этой группы является *m. biceps femoris*, подразделенная на две неравные по мощности части — *pars anterior* (рис. 3, *a*, 1) и *pars posterior* (рис. 3, *a*, 2). Масса передней части этой мышцы у кошек в пять-семь раз больше, чем задней. Усиление, развиваемое *m. biceps femoris pars anterior*, передается на тазобедренный сустав через заднее сухожилие этой мышцы. Возбуждается она, как при ходьбе, так и при галопе, в самом начале фазы опоры и остается активной почти до ее конца.

Для обеспечения нормальной работы *m. biceps femoris pars anterior* необходимо, чтобы переднее и заднее ее сухожилия были постоянно натянуты. В противном случае вместо разгибания тазобедренного сустава сокращение ее волокон приводило бы к прогибу переднего и заднего сухожилий этой мышцы. Особенно важно активное натяжение этих сухожилий к концу фазы опоры, когда из-за укорочения мышцы и увеличения угла перистости значительно возрастает возможность их прогиба.

От заднего сухожилия *m. biceps femoris pars anterior* начинаются пучки *m. biceps femoris pars posterior*, натягивающие это сухожилие. Пучки последней мышцы имеют наименьшую длину в середине переноса при ходьбе, а к началу фазы опоры они достигают максимальной длины. В начале фазы опоры они вновь сокращаются с тем, чтобы к концу ее вновь несколько удлинить. Вспышки активности этой мышцы в цикле ходьбы происходят дважды, и оба раза они возникают до окончания ее удлинения (рис. 4, *e*,  $m_1$ ; 6, *a*,  $m_1$  — *b*,  $m_1$ , *g*, *e*), т. е. мышца каждый раз начинает работу в уступающем режиме. В конце фазы опоры растянутая *m. biceps femoris pars posterior* активно сокращается, что приводит в момент отрыва конечности к сгибанию коленного сустава. Амплитуда ЭМГ *m. biceps femoris pars anterior* при переходе от ходьбы к галопу возрастает в несколько раз (рис. 6, *z*,  $m_1$ ). При этом увеличивается натяжение на прогиб заднего и переднего сухожилий этой мышцы. При галопе, как и во время прыжка, амплитуда разгибания коленного сустава выше, чем при ходьбе (рис. 2, *a*, 6), соответственно и удлинение волокон *m. biceps femoris pars posterior* к концу фазы опоры при галопе оказывается большим. Если же учесть, что возрастает и амплитуда ЭМГ *m. biceps femoris pars posterior* (рис. 6, *a*—*e*), то становится ясной ее роль в натяжении рабочего заднего сухожилия *m. biceps femoris pars anterior*.

При переходе от ходьбы к галопу у *m. biceps femoris pars posterior* меняется также фаза активности: при галопе она работает в течение всей фазы опоры и полностью выключается в фазе перепоса. Если учесть, что при галопе и прыжке в фазе переноса нагрузка относительно и абсолютно меньше, чем при ходьбе, то станет ясно, что *m. biceps femoris pars posterior*, активная при ходьбе и в фазе переноса, должна во время галопа работать исключительно для напряжения заднего сухожилия *m. biceps femoris pars anterior*.

По переднему краю *m. biceps femoris pars anterior* прикрепляется широкая фасция бедра, напрягаемая *m. tensor fasciae latae* (рис. 3, *a*), которая при локомоции любой интенсивности активна в конце фазы опоры — начале переноса (рис. 7, *a*, 6). Максимум ее активности совпадает с удлинением волокон этой мышцы (рис. 7, *z*), т. е. работает *m. tensor fasciae latae* в уступающем режиме. Обеспечивая натяжение переднего сухожилия *m. biceps femoris pars anterior*, мышечные волокна *m. tensor fasciae latae* удлиняются к концу фазы опоры при ходьбе и во время

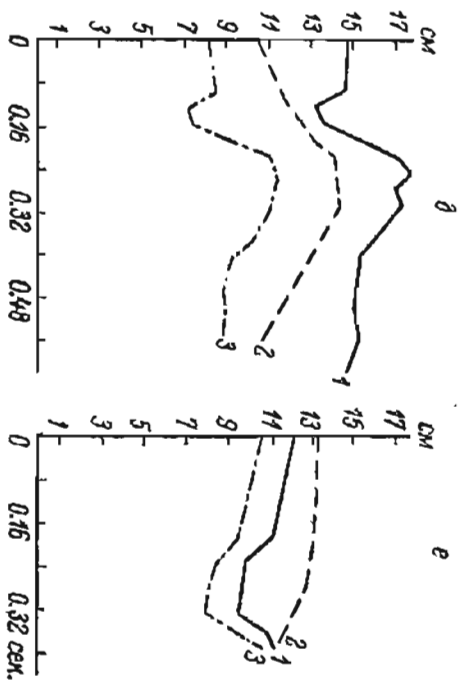
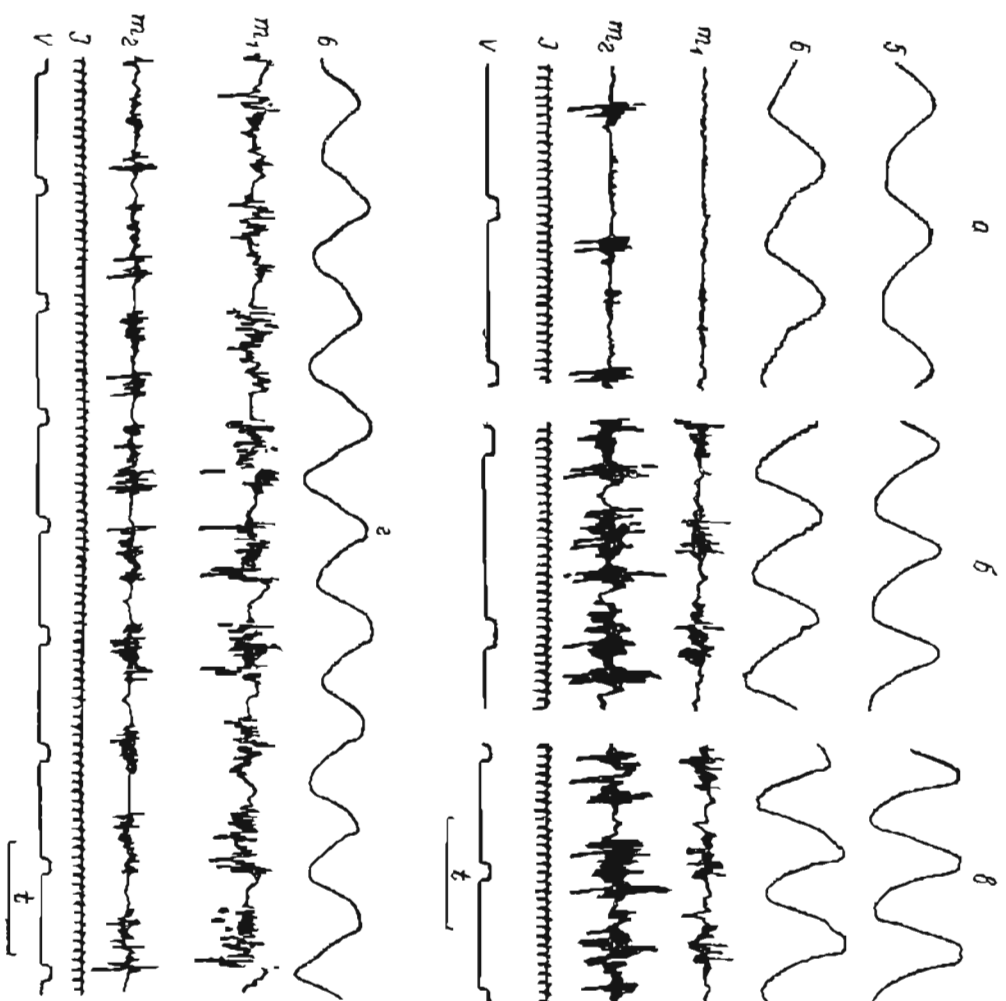


Рис. 5. Электромиограмма.

а—в — м. semimembranosus ( $m_1$ ), м. semitendinosus ( $m_2$ ); а — холда, б — рысь, в — галоп; з — м. gracilis ( $m_1$ ), м. semitendinosus ( $m_2$ ), переход от холды к рыси; д, е — изменение длины мышц; д — на протяжении пика при холде, е — на протяжении фазы опоры перед прыжком. 1 — м. semitendinosus; 2 — м. semimembranosus; 3 — м. gracilis. Остальные обозначения те же, что и на рис. 4.

прыжка примерно в равной степени. Необходимость же увеличения напряжения переднего сухожилия в связи с увеличенной интенсивностью работы *m. biceps femoris pars anterior* при галопе сильно возрастает, поэтому неудивительно, что ЭМГ именно *m. tensor fasciae latae* возрастает особенно сильно при переходе от ходьбы к галопу (рис. 7, а—в).

У гепарда по сравнению с другими кошками увеличивается угол перистости *m. biceps femoris pars anterior*, что приводит к особенно заметному влиянию ее пучков на прогиб переднего сухожилия *m. biceps femoris pars anterior*, и, вероятно, именно поэтому у него *m. tensor fasciae latae* в 2.4 раза мощнее, чем у других кошек. У гепарда, кроме того, образуется сухожильная оттяжка, которая отходит от *m. biceps femoris pars posterior* и оканчивается на пяточном бугре. Вследствие этого напряжение *m. biceps femoris pars posterior* ведет у него к возникновению разгибательного момента не только в тазобедренном, но и в голеностопном суставах. Эти существенные изменения морфологии двуглавой мышцы бедра у гепарда не сопровождаются заметным увеличением ее относительной массы.

Две другие мышцы из длинной заднебедренной группы — *m. semimembranosus* (рис. 3, б) и *m. gracilis* — действуют почти симфазно, причем характер активности их зависит от интенсивности локомоции (рис. 5, з). При ходьбе они работают в начале и в конце фазы опоры — начале переноса и неактивны в середине фазы опоры. При галопе активность этих мышц возникает в конце переноса и длится в течение всей фазы опоры. Можно поэтому считать, что при ходьбе они принимают активное участие в сгибании коленного сустава в начале переноса, а при галопе работают как разгибатели тазобедренного сустава. Длина этих мышц возрастает к концу переноса и плавно уменьшается во время фазы опоры. У гепарда усиливаются сухожильные связи мышц с разгибателями голеностопного сустава, что выражается в образовании мощного сухожильного тяжа от дистального края *m. semitendinosus* и *m. gracilis*, который сливается с Ахилловым сухожилием. Кроме того, суммарный вес этих двух мышц у гепарда в 1.2 раза больше, чем у домашней кошки.

**Сгибатели тазобедренного сустава.** Типичным односуставным сгибателем тазобедренного сустава можно считать *m. iliacus*, который сливается в одно целое с *m. psoas major* в *m. ilio-psoas*. Однако последняя его порция, кроме сгибания тазобедренного сустава, влияет на сгибание спины. Сгибательно-разгибательные движения спины, по расчетам Хильдебранда (Hildebrand, 1960), увеличивают скорость бега гепарда на 10%. Вероятно, поэтому относительный вес *m. ilio-psoas* у гепарда в 2.2 раза больше, чем у домашней кошки. В фазе опоры *m. ilio-psoas* удлиняется при шаге и во время прыжка на 34—36%, а ее активное действие начинается к самому началу фазы опоры в уступающем режиме, что автоматически приводит к сгибанию тазобедренного сустава в момент отрыва конечности.

Остальные сгибатели тазобедренного сустава представляют собой двусуставные мышцы. Из них *m. rectus femoris* (рис. 3, б) работает в конце опоры — начале переноса при ходьбе и только во второй половине фазы опоры — при галопе (рис. 4, б, *m<sub>2</sub>*). Обычно (Синельников, 1952; Климов, 1955) эту мышцу относят к основным разгибателям коленного сустава в комплексе четырехглавой мышцы бедра. Однако активность *m. rectus femoris* скорее совпадает с таковой *m. ilio-psoas*, чем с активностью остальных головок четырехглавой мышцы бедра, что подтверждает мнение об особом режиме работы этой головки четырехглавой мышцы бедра (Гамбарян, 1960). Длина *m. rectus femoris* возрастает во время фазы опоры примерно на 27% и уменьшается в установочном периоде фазы переноса (рис. 4, е).

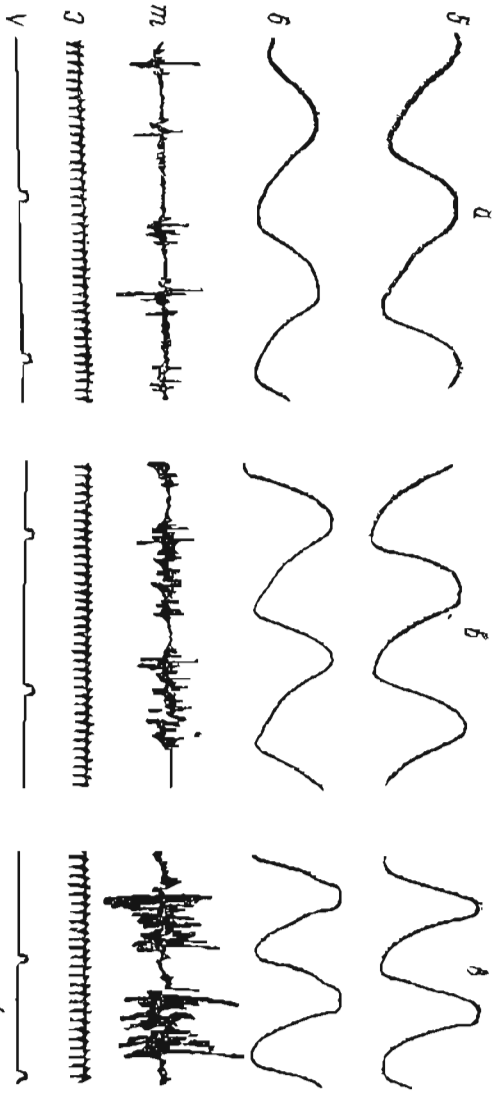
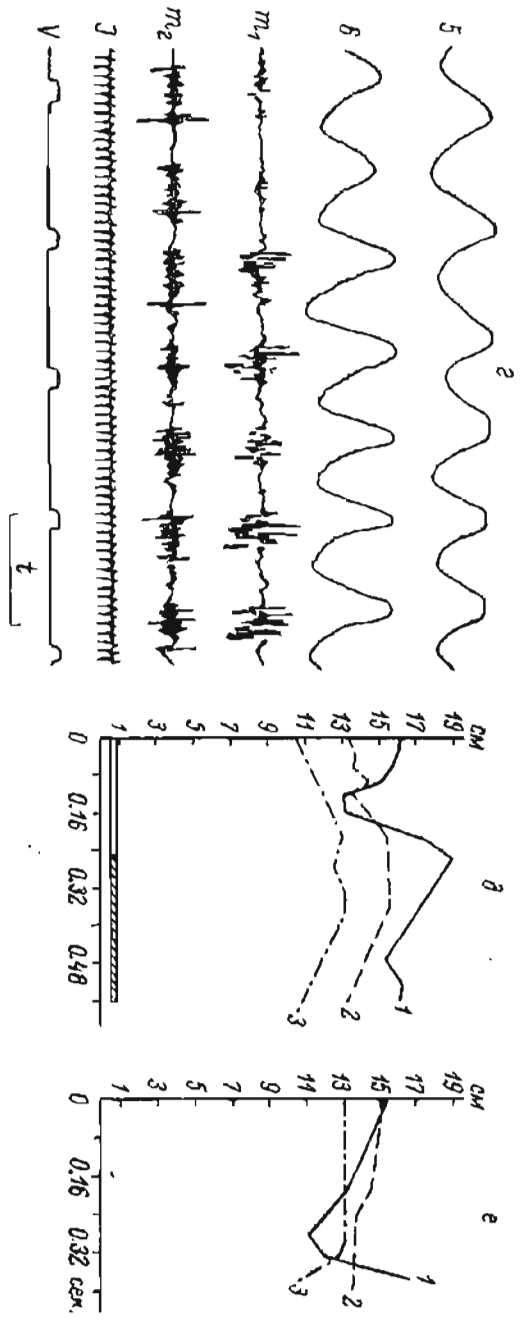


Рис. 6. Электромиограмма.

а—е — м. biceps femoris pars posterior ( $m_1$ ):  
 а — ходьба, б — рысь, в — галоп; 2 — м. bi-  
 ceps femoris pars anterior ( $m_1$ ), м. biceps femoris  
 pars posterior ( $m_2$ ), переход с рыси на галоп;  
 д, е — изменение длины мышц: д — на протяже-  
 нии цикла при ходьбе, е — на протяжении фазы  
 опоры перед прыжком. 1 — м. biceps femoris  
 pars posterior; 2, 3 — м. biceps femoris pars an-  
 terior. 2 — задний край, 3 — передний край.  
 Остальными обозначениями те же, что и на рис. 4.



Как показывает ЭМГ, *m. sartorius* активен при ходьбе в конце фазы опоры и в первой половине фазы переноса, а при галопе — в течение почти всего цикла, кроме начала фазы опоры и конца фазы переноса. Специфической особенностью активной деятельности *m. sartorius* является то, что она совпадает с периодом удлинения ее волокон в течение фазы опоры на 75% (рис. 4, *e*). Во время прыжка скорость удлинения этой мышцы еще больше, чем при ходьбе. *M. sartorius* оканчивается на переднем крае *m. gracilis*, и фактически ее основная роль заключается во вспомогательном действии, улучшающем условия работы последней мышцы.

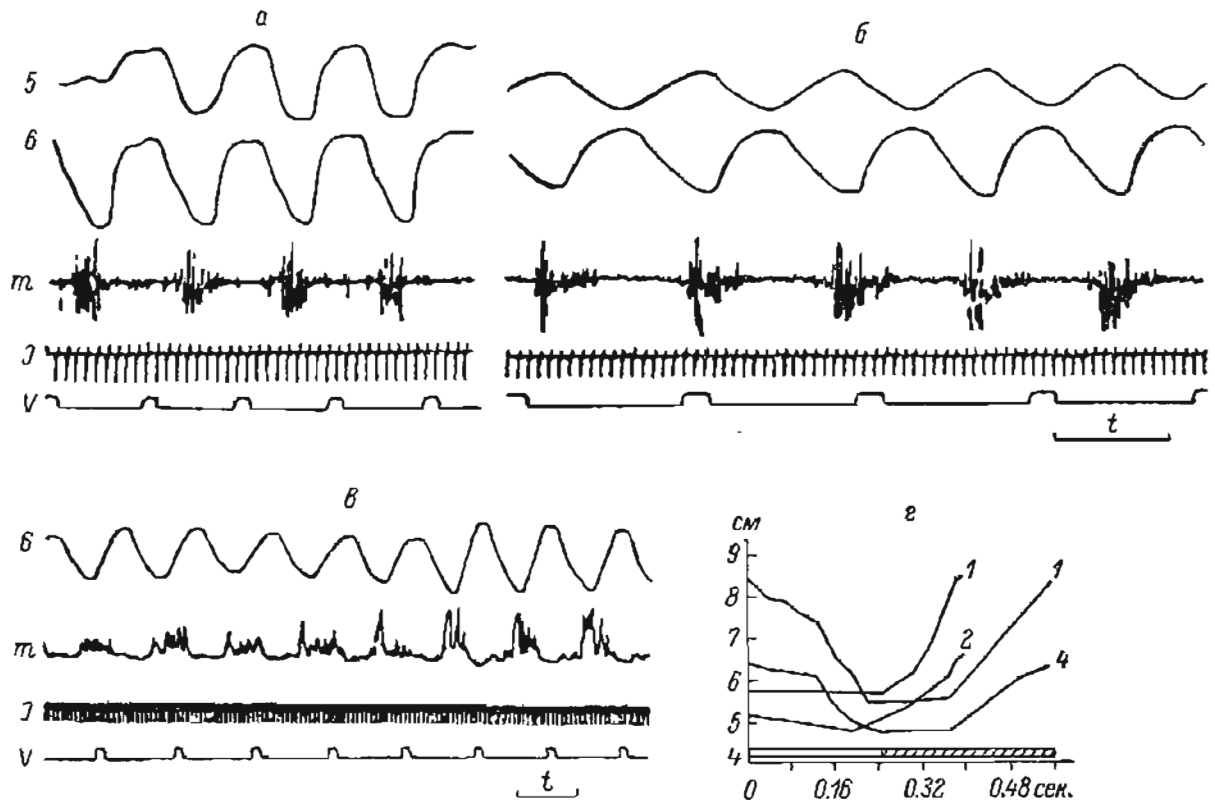


Рис. 7. Электромиограмма.

*a, б* — *m. tensor fasciae latae*: *a* — усиление ЭМГ в 16 раз ниже, чем усиление ЭМГ на рис. 7, *б*; *в* — *m. iliopsoas*, переход с рыси на галоп (в этой записи ЭМГ интегрирована с постоянной времени 0.5 сек.); *г* — изменение длины мышц на протяжении цикла ходьбы и фазы опоры перед прыжком. 1, 2 — *m. tensor fasciae latae*; 3, 4 — *m. iliopsoas*; 1, 2 — ходьба; 3, 4 — прыжок. Остальные обозначения те же, что и на рис. 4.

Поэтому при галопе интенсивность работы *m. sartorius* в конце фазы опоры увеличивается, что влияет через напряжение *m. gracilis* на функцию разгибания в тазобедренном суставе.

**Разгибатели коленного сустава.** Из разгибателей коленного сустава была исследована ЭМГ *m. vastus lateralis* (рис. 4, *a, m<sub>1</sub>*). Эта мышца удлиняется на 15% в первой половине фазы переноса и укорачивается на 14% во второй ее половине. В фазе опоры она также удлиняется в первой половине и укорачивается во второй. Активное сокращение этой мышцы начинается в последней трети фазы переноса (рис. 4, *a, m<sub>1</sub>*) и продолжается почти до конца фазы опоры. Таким образом, односуставные разгибатели коленного сустава участвуют в распрямлении конечности перед приземлением и работают в уступающем режиме в первой части фазы опоры, активно сокращаясь в разгонном периоде. Как видно из сказанного, изменение длины и активности *m. rectus femoris* и *m. vastus lateralis* не совпадает ни по интенсивности удлинения, ни по времени работы. Первая участвует в сгибании тазобедренного сустава, а вторая — в разгибании коленного.

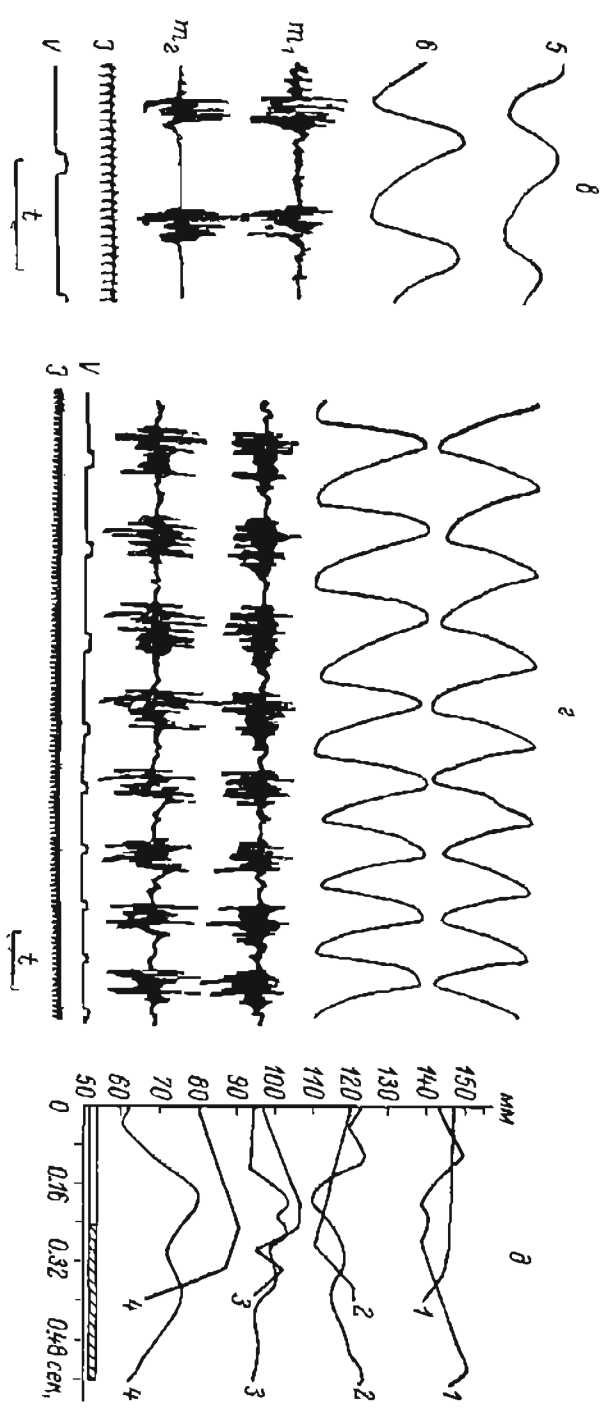
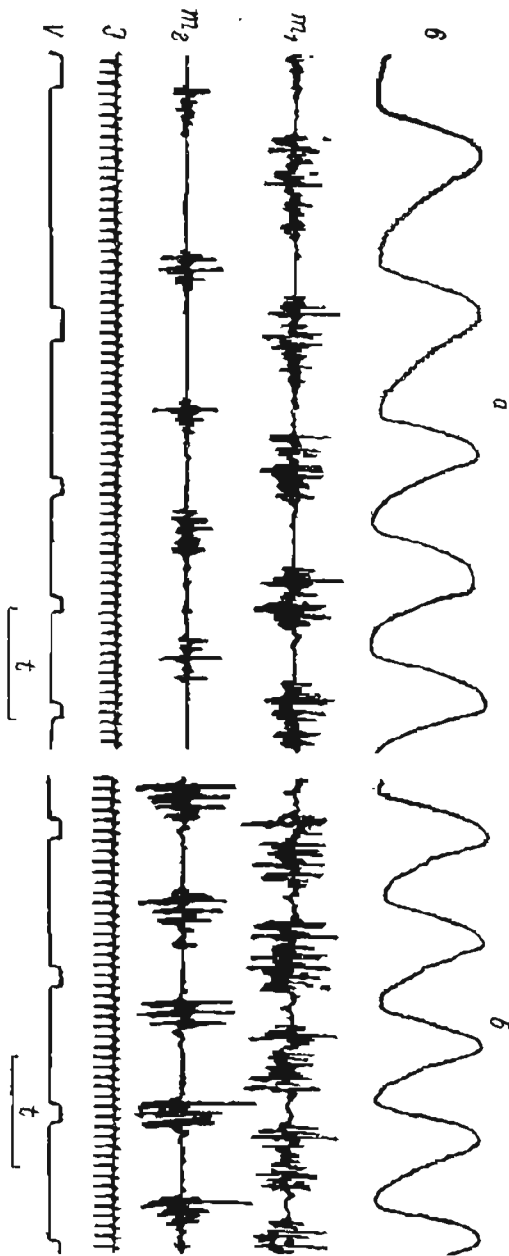


Рис. 8. Электроэнцефалограмма.

а, б — *m. gastrocnemius lateralis* ( $m_1$ ), *m. tibialis anterior* ( $m_2$ ); в — *m. ext. digitorum longus* ( $m_1$ ), *m. tibialis anterior* ( $m_2$ ); г — *m. gastrocnemius lateralis* ( $m_1$ ), *m. soleus* ( $m_2$ ). а и г — увеличение скорости течения течения при постоянной силе раздражения мозгового ствола; б — сила раздражения мозгового ствола бодрствования; в — ходьба; г — ходьба; д — изменение длины мышц на протяжении цикла при ходьбе (дальние и ближние фазы оторы перед прыжком (короткие и дальние)). 1 — *m. ext. digitorum longus*; 2 — *m. tibialis anterior*; 3 — *m. gastrocnemius lateralis*; 4 — *m. soleus*.

Остальные обозначения те же, что и на рис. 4.

Относительный вес трех бедренных головок четырехглавой мышцы у гепарда фактически не увеличивается по сравнению с остальными кошками (табл. 1). По-видимому, это связано с увеличением относительного веса коротких заднебедренных мышц у гепарда, которые косвенно влияют на разгибание коленного сустава.

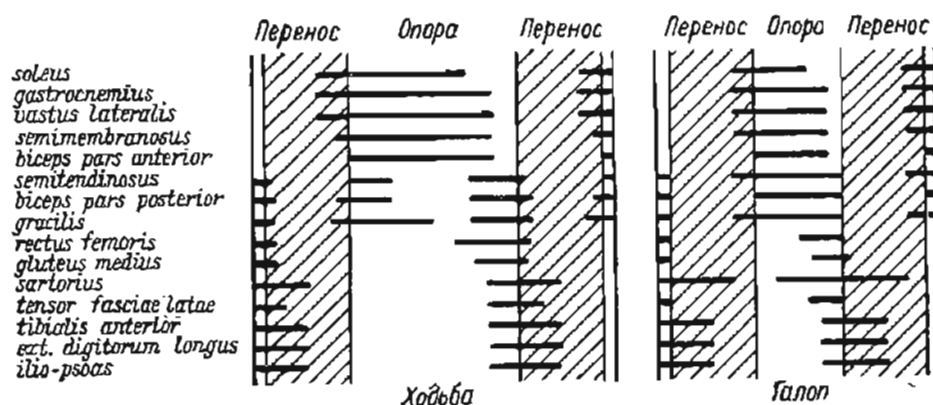


Рис. 9. Схема активности мышц (ЭМГ) задней конечности в цикле при ходьбе и галопе.

**Разгибатели голеностопного сустава.** Разгибание голеностопного сустава во второй части переноса осуществляется благодаря активному действию *triceps surae*. Активность всех его головок — *m. gastrocnemius lateralis et medialis* и *m. soleus* (рис. 3, б, в) — начинается во второй части переноса и продолжается почти до конца фазы опоры (рис. 8, а,  $m_1$ , б,  $m_1$ , в,  $m_1$ ). При этом ЭМГ *m. soleus* прекращается несколько раньше, чем обеих головок *m. gastrocnemius* (рис. 8, г и 9). Механическое действие сокращения этих двух головок заканчивается, однако, практически одновременно, так как длительность механического цикла медленной *m. soleus* больше, чем быстрой *m. gastrocnemius* (Denny-Brown, 1929). Длина *m. soleus* как односуставной мышцы меняется одновременно с изменением угла в голеностопном суставе (рис. 2 и 8, д). Двусуставность *m. gastrocnemius* приводит к относительно меньшим амплитудам изменения длины ее пучков. Так, амплитуда изменения длины *m. soleus* равна 25%, а *m. gastrocnemius* — 12%.

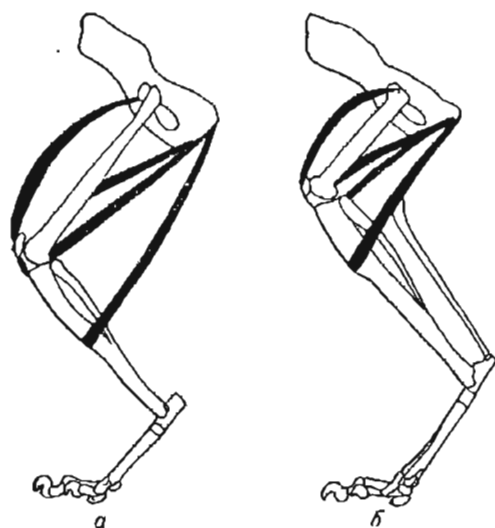


Рис. 10. Схема скелета и основных проксимальных мышц.

а — леопард, б — гепард.

Сгибание голеностопного сустава в первой части фазы опоры, как и происходящее одновременно сгибание коленного сустава, обусловлены не активной работой мышц-сгибателей (Philpson, 1905), а действием силы, возникающей в связи с инерционным перемещением туловища вперед, и силы, развиваемой в это время разгибателями тазобедренного сустава. Разгибатели голеностопного сустава в это время работают в уступающем режиме. В следующей части фазы опоры, вероятно, когда стопа пересекает вертикаль, опущенную из тазобедренного сустава, действие той же силы и упругая сила растянутых разгибателей способ-

ствуют разгибанию голеностопного сустава. Подобным образом происходит разгибание и коленного сустава.

Активность *m. triceps surae* прекращается несколько ранее окончания разгибания голеностопного сустава, еще в фазе опоры. С момента отрыва стопы сопротивление разгибанию голеностопного сустава резко уменьшается, и, если бы *m. triceps surae* был бы активен до конца фазы опоры, наступило бы переразгибание голеностопного сустава. Кроме *m. triceps surae*, в разгибании голеностопного сустава может принимать участие *m. fl. digitorum longus*, а также слабые *m. fl. hallucis longus* и *m. tibialis posterior*. Сопоставление ЭМГ *m. triceps surae* при управляемой локомоции с ЭМГ *m. fl. digitorum longus* (Engberg, 1964) позволяет считать, что они активны в одной и той же части цикла.

У гепарда обе головки *m. gastrocnemius* начинаются прямо от латерального и медиального надмыщелков бедренной кости, а не на везалиевых косточках, как у других кошек, что позволяет передавать непосредственно влияние разгибания коленного сустава на разгибание голеностопного. Относительный вес *m. triceps surae* у гепарда в четыре-пять раз меньше, чем у других кошек (табл. 1), что, по всей вероятности, связано с более прямым влиянием разгибания коленного сустава на голеностопный и влиянием сухожильных оттяжек, простирающихся от каудального края длинных заднебедренных мышц к пяточному бугру.

**Сгибатели голеностопного сустава.** К ним относятся односуставная *m. tibialis anterior* и двусуставная *m. ext. digitorum longus*. Длина *m. tibialis anterior* меняется всего на 12% благодаря тому, что ее дистальное сухожилие перекинута через «блок» — сухожильное кольцо поперечной связки заплюсны — находящийся вблизи от оси движения голеностопного сустава. Возбуждение волокон этой мышцы (рис. 8, а,  $m_2$ ) начинается в конце фазы опоры, тормозя разгибание сустава, и продолжается после отрыва конечности до конца сгибания сустава в фазе переноса. Остальную часть цикла эта мышца не возбуждена. В том же режиме, что и *m. tibialis anterior*, работает двусуставная *m. ext. digitorum longus* (рис. 8, в,  $m_1$ ), которая также участвует в сгибании голеностопного сустава; в фазе переноса это ее действие усугубляется тем, что сгибание коленного сустава обеспечивает подтягивание мышцы проксимально. Фаза цикла, в которой активно работают мышцы — сгибатели голеностопного сустава, остается постоянной при переходе от ходьбы к рыси (рис. 8, б) и галопу (рис. 8, в). Относительный вес этих мышц у разных представителей сем. кошек почти не меняется.

Кроме отмеченных выше особенностей работы мышц задней конечности, нужно еще указать, что у хороших бегунов (гепард) происходит относительное удлинение дистальных и укорочение проксимальных сегментов конечности (рис. 10) по сравнению с неспециализированными в скоростном беге животными (домашняя кошка, леопард и др.). Эти изменения дают выигрыш в скорости при проигрыше в силе. Проигрыш же в силе компенсируется увеличением массы разгибателей тазобедренного сустава.

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В наших опытах скорость движения кошки определялась по скорости перемещения ленты третбана, задаваемой в основном экспериментатором. При постоянной силе раздражения мозгового ствола фаза переноса — стандартный элемент локомоторного цикла. Искусственное изменение скорости движения ленты третбана от 0.9 до 2.0—2.5 м/сек. (при ее торможении или ускорении) не сказывается ни на кинематике переноса, ни на работе мышц в фазе переноса (рис. 8, а, г). Из рис. 8, а, г также видно, что амплитуда ЭМГ во время фазы опоры не зависит от искусственного



изменения скорости локомоции, но продолжительность ЭМГ мышц-разгибателей меняется соответственно длительности фазы опоры, которая прямо зависит от скорости движения.

Усиление раздражения мозгового ствола увеличивает мощность двигательного аппарата. Если искусственным торможением добиться постоянной скорости движения ленты третбана, то возрастает амплитуда ЭМГ всех мышц, но не в одинаковой степени. Длительность фазы переноса при этом уменьшается на 10—20%, и соответственно несколько укорачивается время активности мышц, работающих в переносе (рис. 8, а, б).

При походках разного типа последовательность движения в разных суставах одной конечности постоянна и не зависит ни от скорости, ни от мощности локомоций (Аршавский и др., 1965; Орловский и др., 1966). Следовательно, все многообразие возможных движений конечности ограничивается во время локомоций одной определенной цепью перемещений в суставах. В этом смысле можно говорить об уменьшении числа степеней свободы двигательного аппарата при выполнении конкретной задачи (Бернштейн, 1935, 1947).

Число двусуставных мышц у кошки относительно невелико, а трехсуставные практически отсутствуют. Поэтому конечность кошки обладает потенциально большим числом степеней свободы и уменьшение его при локомоции достигается главным образом за счет координации работы мышц. У специализированного в скоростном беге гепарда имеет место сокращение степеней свободы в конечности, что связано с особенностями мускулатуры: появляются трехсуставные мышцы, увеличивается количество двусуставных. Трехсуставными становятся мышцы — разгибатели тазобедренного сустава: *m. semitendinosus*, *m. gracilis*, *m. biceps femoris*. Они у гепарда имеют связь с пяточным бугром, обеспечивая одновременное действие не только на тазобедренный сустав, но и на голеностопный. Функционально у большинства кошек почти односуставная *m. triceps surae* становится у гепарда действительно двусуставной. Поэтому, если у кошек разгибание коленного сустава почти не влияет на разгибание голеностопного, у гепарда эти функции взаимно связаны, чем может быть объяснено резкое ослабление *m. triceps surae* (табл. 1).

Превращение части разгибателей тазобедренного сустава у гепарда в трехсуставные мышцы, действующие и на коленный, и на голеностопный суставы, и истинная двусуставность *m. triceps surae* приводят к иному типу уменьшения степеней свободы движений. Участие нервно-координационного фактора в превращении конечности в единое целое играет в этом случае меньшую роль. Биологическое значение уменьшения степеней свободы выражается в ограничении разнообразия движений конечности, доступных этому животному.

Таким образом, уменьшение числа степеней свободы двигательного аппарата, которое, по мнению Н. А. Бернштейна (1935, 1947), является основной задачей координации движений, происходит у «универсального» животного (р. *Felis*) за счет нервно-координационного фактора, а у «специализированного» (р. *Acinonyx*) — в значительной мере за счет морфологических особенностей мускулатуры конечности.

Изучение работы двусуставных мышц при локомоции побуждает к уточнению понятий «сгибатель» и «разгибатель» этих мышц. В физиологии приняты два определения. Первое из них, предложенное Шеррингтоном (Scherrington, 1910), максимально естественно с точки зрения экспериментатора: сгибателями считаются мышцы, активные в сгибательном рефлексе, разгибателями — тормозные в ходе того же рефлекса. Второе определение носит условный характер: мышца считается сгибате-

лем или разгибателем в зависимости от того, какое действие она может оказать на дистальный сустав (Климов, 1955).

Деление двусуставных мышц на сгибатели и разгибатели при локомоции чисто условно. Дело в том, что некоторые из них могут в разных частях одного и того же цикла при ходьбе в зависимости от состояния других мышц, действующих на этот сустав, и от того, находится ли конечность в воздухе или на земле, работать то как сгибатели, то как разгибатели (*m. semitendinosus*, *m. gracilis*, *m. biceps femoris*). При галопе эти же мышцы работают только как разгибатели. Другие мышцы (*m. rectus femoris*, *m. tensor fasciae latae*, *m. sartorius*) одновременно сгибают тазобедренный сустав и разгибают коленный. При этом происходит сначала разгибание тазобедренного сустава, а затем сгибание коленного. Ясно, что эти изменения углов в суставах происходят не вследствие моментов, создаваемых мышцами. Их «специальность» — интеграция функций мышц конечности в единое целое, усиление механической взаимосвязи между суставами, а не ротация того или иного сустава.

Немаловажное значение при локомоции имеет работа мышц в уступающем режиме, когда длина активной мышцы увеличивается из-за наличия больших сил, растягивающих их (действие антагонистов, большой момент силы веса и т. п.). По прекращении действия растягивающих сил происходит резкое изменение угла в суставе в обратном направлении, что обычно происходит при активной смене направления движений в суставе. Благодаря наличию такого «перекрытия» в работе антагонистов обеспечивается возможность работы мышечной группы вплоть до окончания вызываемого ею движения в суставе. При этом направление движения в суставе сменяется максимально быстро. Как только прекращается действие мышц, вызывающих необходимое движение, напряженная мышечная группа, работающая в уступающем режиме, вызывает движение в суставе в обратном направлении. Такая ситуация имеет место в момент отрыва стопы от опоры. Длинная заднебедренная группа мышц сразу начинает сгибание коленного сустава. В этот же момент длинная переднебедренная группа мышц начинает приближать бедро к тазу.

Работа названных мышц в уступающем режиме избавляет нервную систему от необходимости точно определять момент активации нужной мышечной группы. Ценой небольшого «перекрытия» определение этого момента может достигаться автоматически.

При оценке степени перекрытия в работе мышц следует также учитывать отставание механограммы от ЭМГ, неодинаковое для разных быстрых и медленных мышц. Это отставание составляет несколько десятков миллисекунд. По существу антагонисты текущего движения, работающие в уступающем режиме, подобны растягивающей пружине и могут быть заменены эластической тканью. Нетто подобное имеет место у слонов и копытных (Гамбарян, 1960; Hildebrand, 1962).

Особенно нужно отметить комплексный характер работы ряда мышц. Так, в разгибании тазобедренного сустава участвуют *m. biceps femoris* и *m. gracilis*. Работа первой мышцы связана с сохранением выпрямленными и переднего, и заднего ее сухожилия. Выпрямление заднего сухожилия осуществляется *m. biceps femoris pars posterior*, а переднего — *m. tensor fasciae latae*. Эти вспомогательные мышцы в наиболее напряженный момент фазы опоры работают в уступающем режиме. При этом повышение интенсивности работы конечностей при ускорении локомоции сопровождается изменением периода их активности и увеличением мощности ЭМГ. Увеличение угла перистости *m. biceps femoris pars anterior* способствует ускорению движения и одновременно повышает натяжение на прогиб переднего ее сухожилия. Поэтому у гепарда вместе с увеличением угла перистости *m. biceps femoris pars anterior* увеличивается и отно-

сительный вес *m. tensor fasciae latae*. При усиленном сокращении *m. biceps femoris pars anterior* возрастает угол ее перистости, амплитуда ЭМГ *m. tensor fasciae latae* возрастает особенно сильно. Аналогичная связь наблюдается и в работе *m. gracilis*. Ее активное действие усугубляется работой *m. sartorius*, которая оканчивается на передней поверхности *m. gracilis*.

### ВЫВОДЫ

1. При повышении интенсивности локомоции во время перехода от ходьбы на рысь и галоп в односуставных мышцах только увеличивается сила биотоков, выраженных через амплитуду ЭМГ, а их активность в цикле приходится на те же моменты фаз опоры и переноса. Двусуставные мышцы — разгибатели тазобедренного сустава при галопе работают в фазе опоры как его разгибатели, а при ходьбе еще и в фазе переноса как сгибатели коленного сустава.

2. Анализ работы мышц — разгибателей тазобедренного сустава позволяет вскрыть их взаимодействие с другими мышцами. Так, *m. sartorius* работает в фазе опоры в уступающем режиме, влияя на напряжение *m. gracilis*. *M. sartorius* обеспечивает оптимальные условия работы одного из ведущих разгибателей этого сустава, хотя и представляет собой сгибатель тазобедренного сустава. Для обеспечения оптимальных условий работы *m. biceps femoris pars anterior* действуют, с одной стороны, *m. biceps femoris pars posterior*, а с другой — *m. tensor fasciae latae*, первый из которых обычно считается сгибателем коленного сустава, а второй — сгибателем тазобедренного сустава. Обе эти мышцы, как и *m. sartorius*, работают в фазе опоры в уступающем режиме. При переходе от шага к галопу амплитуда ЭМГ разгибателей тазобедренного сустава возрастает в два-три раза, а ЭМГ вспомогательной *m. tensor fasciae latae* возрастает в 17 раз и более. Естественно, что специализация в беге приводит к увеличению и мощности этой мышцы, относительный вес которой у гепарда в два раза больше, чем у других кошек.

3. Специализация в беге у гепарда ведет к увеличению относительного веса разгибателей тазобедренного сустава, удлинению конечностей и образованию трехсуставных мышц, улучшающих взаимосвязь в движениях в разных суставах. Таким образом, объединение работы суставов конечностей у «специализированного» животного происходит преимущественно за счет морфологических связей, а у «универсального» животного это же уменьшение степеней свободы конечности должно осуществляться за счет нервно-координационных механизмов.

### ЛИТЕРАТУРА

- Аршавский Ю. И., Я. М. Коц, Г. Н. Орловский, И. М. Родионов, М. Л. Шик. 1965. Исследования биомеханики бега собаки. Биофизика, 10, 4 : 665—672.
- Байков Н. А. 1915. В лесах и горах Маньчжурии. М. : 1—55.
- Берпштейн Н. А. 1935. Проблема взаимоотношения координации и локомоции. Арх. биол. наук., 38, 1 : 1—34.
- Берпштейн Н. А. 1947. О построении движений. Изд. АН СССР, М. : 1—255.
- Гамбарян П. П. 1960. Приспособительные особенности органов движения роющих млекопитающих. Изд. АН АрмССР, Ереван : 1—195.
- Громова В. И. 1962. Семейство *Felidae*, Gray, 1821. Кошачьи. В кн.: Основы палеонтологии. Млекопитающие. Изд. АН СССР, М. : 223—228.
- Капланов Л. Г. 1948. Тигр, изюбрь, лось. Изд. МОИП, М. : 1—49.
- Климов А. Ф. 1955. Анатомия домашних животных, 1. Изд. АН СССР, М. : 1—575.
- Орловский Г. Н., Ф. В. Северин и М. Л. Шик. 1966. Влияние скорости и нагрузки на координацию движений при беге собаки. Биофизика, 11, 2 : 364—366.

- Синельников Р. Д. 1952. Атлас анатомии человека. Медгиз, М. : 1—631.
- Пик М. Л., Г. Н. Орловский, Ф. В. Северин. 1966. Организация локомоторной синергии. Биофизика, 11, 5 : 879—886.
- Пик М. Л., Ф. В. Северин, Г. Н. Орловский. 1966. Управление ходьбой и бегом посредством электрической стимуляции среднего мозга. Биофизика, 11, 4 : 659—666.
- Donny-Brown D. 1929. On the nature of postural reflexes. Proc. Roy. Soc. London, 104 : 252—301.
- Engberg I. 1964. Reflexes to foot muscles in the cat. Acta physiol. Scand., 62, suppl. 235 : 6—65.
- Engberg I. a. A. Lundberg. 1962. An electromyographic analysis of stepping in the cat. Experientia, 18 : 174—176.
- Hildebrand M. 1960. How animals run. Sci. Amer., 202 : 148—157.
- Hildebrand M. 1962. Walking, running and jumping. Amer. Zoologist, 2, 2 : 151—155.
- Manter J. T. 1938. The dynamics of quadrupedal walking. J. Exp. Biol., 15 : 522—540.
- Philippon M. 1905. L'autonomie et la centralisation dans le système nerveux des animaux. Trav. labor. physiol. Inst. Solvay Bruxelles, 7, 2 : 1—208.
- Sherrington C. 1910. Flexion reflex of the limb, crossed extension reflex, and reflex stepping and standing. J. Physiol. (London), 40 : 28—121.
-

Р. С. Полякова

## МЕЖВИДОВЫЕ РАЗЛИЧИЯ В ВЕЛИЧИНЕ И СТРОЕНИИ ОБОНЯТЕЛЬНЫХ ЛУКОВИЦ У НЕКОТОРЫХ ГРЫЗУНОВ В СВЯЗИ С ИХ ОБРАЗОМ ЖИЗНИ

### ВВЕДЕНИЕ

Изучение особенностей строения анализаторов грызунов, и в частности обонятельного, имеет не только теоретический, но и практический интерес. Недостаточные знания роли анализаторов при отыскивании пищи привели к ряду неудач в практике борьбы с вредными грызунами. Вопрос о значении обонятельного анализатора при отыскивании пищи грызунами служил предметом дискуссии в связи с обоснованием мер борьбы с грызунами с помощью отравленных приманок, а также средств защиты семян от растаскивания. Одни авторы (Ершова и Фалькенштейн, 1948, 1951; Ершова, 1952; Фалькенштейн, 1952а, 1952б, 1953; Чепцова, 1952) считали, что «при осуществлении пищевых связей с внешней средой орган обоняния у мышевидных грызунов имеет субдистантное значение и действует в воздушной среде лишь на расстоянии 1—3 см от пищи до конца морды животного». Другие (Свириденко и Гиренко, 1951; Свириденко и Напшванко, 1951; Свириденко, 1951а, 1951б, 1952, 1954; Ларина, 1951; Понугаева, 1954) полагали, что «при разыскивании пищи орган обоняния играет огромную роль». Выводы обеих сторон в большинстве случаев основывались на опытах по отыскиванию мышевидными грызунами пищевых приманок. Лишь Л. В. Ганешина и Н. Н. Гуртовой (1953) предприняли изучение обонятельного отдела черепа грызунов, правильно полагая, что трудно спорить о функции органа, не зная его строения. Они показали сложность строения носовой полости грызунов, их обонятельных раковин и пришли к заключению о значительном развитии обоняния у мышевидных грызунов. Однако упомянутые авторы ограничились лишь исследованием распределения обонятельного эпителия в носовой полости грызунов.

Общая гистологическая структура обонятельных лукович млекопитающих (в основном лабораторных грызунов — белых крыс и мышей, кролика, а также домашних животных — кошки, собаки), устройство и расположение нейронов в них были установлены работами Гольджи (Golgi, 1875), Кахала (Cajal, 1890), Ван Гехухтена и Мартина (Van Gehuchten a. Martin, 1891), Каллеха (Calleja, 1893), Кёлликера (Kölliker, 1896), Блан Виале<sup>1</sup> (Blan Viale, 1893). Подробнейшее описание микроструктуры обонятельных лукович дано Кахалом (Cajal, 1903). Позднейшие работы исследователей

<sup>1</sup> Работы Гольджи, Ван Гехухтена и Мартина, Каллеха, Кёлликера, Блан Виале цит. по: Allison, 1953.

(Read, 1908; Rose, 1929; Kleiner, 1933; Smith, 1937; Crosby and Humphrey, 1939; Allison, 1953) внесли небольшие добавления к детальному описанию Кахала. Работ же сравнительного характера по микроскопическому строению обонятельных луковиц у близких форм животных, отличающихся образом жизни, очень немного.

Штефан (Stephan, 1954) указывает на разницу в развитии митрального слоя у серой и белой крыс. По данным этого автора, обонятельные луковицы серой крысы содержат относительно большее количество зернистых клеток по сравнению с тем, что имеется у белой крысы. Л. П. Астанин и Ю. Г. Шевченко (1954) отмечают, что у ночной краснохвостой песчанки обонятельный анализатор более дифференцирован (в его рецепторной части) по сравнению с таковым у дневной большой песчанки. У краснохвостой песчанки наружный и внутренний зернистые слои относительно крупнее, а главное, богаче клеточными и волокнистыми элементами.

В настоящей работе на основании изучения первичного обонятельного рецептора (обонятельных луковиц) мышевидных грызунов автор пытается связать особенности строения обонятельного анализатора у близкородственных форм с их пищевой специализацией, являющейся наиболее существенным экологическим отличием не только семейств, подсемейств, но и родов и видов мышевидных грызунов (Наумов, 1939, 1948).

Считаю своим приятным долгом выразить глубокую признательность проф. И. Д. Стрельникову, по инициативе и под руководством которого было осуществлено это исследование, являющееся частью работы по экологической морфологии мозга млекопитающих, а также академику П. А. Свириденко и проф. Ю. Г. Шевченко, много способствовавших его выполнению.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектом исследования послужили 4 вида, принадлежащих к двум различным в систематическом и экологическом отношении группам: сем. *Muridae* — мышеобразные и сем. *Cricetidae* — хомякообразные, подсем. *Microtinae* — полевки. Из семейства *Muridae* были взяты 2 близкородственных вида, принадлежащих к одному роду, но отличающихся по биологическим особенностям, — желтогорлая мышь *Apodemus flavicollis* Melch. и полевая мышь *A. agrarius* Pall. Из сем. *Cricetidae* были выбраны представители близких родов, также различающиеся особенностями образа жизни, — европейская рыжая полевка *Clethrionomys glareolus* Schreb. и серая, или обыкновенная, полевка *Microtus arvalis* Pall. Грызуны отлавливались в летние месяцы (июль—сентябрь) в окрестностях г. Белая Церковь (заповедный парк «Александрия»). Для работы было использовано 270 экземпляров.

Определялись вес тела, длина тела, хвоста, уха, ступни забитых животных. После вскрытия черепа на торсионных весах взвешивался мозг, а также отдельно — обонятельные доли и луковицы. Обонятельные луковицы перерезались в месте перехода их в обонятельный тракт. Обонятельные доли отделялись от больших полушарий вертикальным разрезом, который проходил на верхней поверхности мозга по границе выхода обонятельного тракта от основания больших полушарий, а на нижней поверхности мозга — перед хиазмой. Этот разрез трудно сделать всегда одинаково, но ошибка максимально уменьшалась тем, что рассечение мозга на отделы производилось всегда одним и тем же лицом.

В большинстве случаев возраст грызунов от рождения до 1 мес. определялся точно отсчетом дней жизни родившихся в садках детенышей от пойманных беременных самок. В том случае когда детеныши добывались в раскапываемых норах, возраст их до 1 мес. определялся по П. А. Свириденко (1947, 1951б) и Н. В. Башенкиной (1953). Грызуны старше 1 мес., возраст которых трудно определить точно, объединены в весовые группы: I — вес тела от 20 до 25 г, II — вес тела от 26 до 33—37 г.

Метод определения возраста грызунов по весу тела применялся многими исследователями (Наумов, 1939; Фенюк и Шейкина, 1940; Максимов, 1948; Фолитарек, 1948, и др.), однако он неточен и имеет ряд существенных недостатков. Мы воспользовались делением грызунов старше 1 мес. на весовые группы не с целью определения их возраста, а для сравнения особей разных видов примерно одной и той же величины. Зверьки с весом тела от 20 до 25 г и больше считались взрослыми, половозрелыми.

Для гистологического изучения обонятельных луковиц мозг вместе с основанием черепа фиксировался в 10%-м пейтральном формалине и обрабатывался по методикам

Ниссля и Шпильмайера в модификации Шевченко (Шевченко и Кузнецова, 1952). Способ, предложенный Ю. Г. Шевченко, позволил на одном и том же мозге одновременно исследовать его цито- и миелоархитектонику. Гистологической обработке подверглись 30 экземпляров взрослых особей 4 видов грызунов.

## ВЕЛИЧИНА И СТРОЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ОТДЕЛОВ ОБОНЯТЕЛЬНОГО АНАЛИЗАТОРА ГРЫЗУНОВ

### Постнатальный рост обонятельных луковиц грызунов

Для суждения о степени развития обонятельных луковиц у различных видов грызунов представляет интерес проследить изменение их величины в течение постнатального периода. В известной нам литературе нет данных о том, существует ли разница в относительной величине обонятельных луковиц у близких форм грызунов с различным типом питания уже с момента рождения или она появляется в ходе дальнейшего роста и развития; неизвестно также, каковы темпы увеличения веса обонятельных луковиц у них после рождения. Между тем ответы на эти вопросы помогли бы установить существует ли взаимосвязь между степенью развития обонятельных луковиц и пищевой специализацией грызуна.

Постнатальный рост обонятельных луковиц желтогорлой мыши. У имевшегося в нашем распоряжении единственного экземпляра однодневной желтогорлой мыши вес обеих обонятельных луковиц равнялся 4 мг, у 5-дневной он увеличивался до 6, у прозревших 15—20-дневных мышей — до 23.7 мг, у взрослых со средним весом тела 31.9 г — до 33.4 мг.

Таким образом, на протяжении постнатального периода обонятельные луковицы обнаруживают, как и другие отделы мозга, неравномерность роста. Прирост веса обонятельных луковиц за период от рождения до прозревания (с 1-го по 15-й день) составляет 81.4% от общего прироста, за весь последующий период роста после открытия глаз — лишь 18.6%. На 5-й день по сравнению с 1-м вес обонятельных луковиц увеличивается в 1.5 раза, на 15—20-й день эта величина возрастает уже почти в 6 раз, на 25-й — в 6.1, а у взрослых (со средним весом тела 31.9 г) — в 8.3 раза.

Вес обонятельных луковиц относительно веса мозга у новорожденных равен 2.6%, у 15—20-дневных — 4.0, в дальнейшем он остается примерно на том же уровне, достигая 4.5% у взрослых животных со средним весом тела 31.9 г.

По отношению к весу тела вес обонятельных луковиц изменяется следующим образом: у новорожденных соотношение равно 0.17%, у недавно прозревших 15—20-дневных детенышей оно несколько возрастает — 0.20, затем снижается до 0.10% у взрослых.

Постнатальный рост обонятельных луковиц полевой мыши. У 6-дневного экземпляра обонятельные луковицы весили 9.0 мг. К 15-му дню вес их увеличился до 17.6 мг, к месячному возрасту — до 22.1 мг. У взрослых полевых мышей вес обонятельных луковиц в среднем равнялся 24.8 мг.

Не имея данных о весе обонятельных луковиц у новорожденных, мы все же можем предполагать как по аналогии с другими видами, так и по его изменению от 6-го до 15-го дня и дальше, что рост обонятельных луковиц неравномерен на протяжении всего развития животного и вес их быстрее возрастает в первые дни жизни до прозревания, чем в последующий период жизни.

Увеличение веса обонятельных луковиц с 6-го по 15-й день равно 60.1% от общего прироста их веса, с 15-го дня до завершения ростового периода — 39.9%. Вес обонятельных луковиц относительно веса мозга в 6-дневном

возрасте равен 3.5%, в 15-дневном — 4.0, максимальной величины достигает он у взрослых особей (при среднем весе тела 23.5 г) — 4.5, у старых же (весом 29 г) снижается до 4.3%.

По отношению к весу тела вес обонятельных луковиц изменяется сходно с таковым у желтогорлой мыши: в 6-дневном возрасте отношение веса обонятельных луковиц к весу тела в среднем равно 0.340%, к 15-дневному возрасту несколько возрастает до 0.360, а затем постепенно снижается до 0.085% (при среднем весе животных 29 г).

Постнатальный рост обонятельных луковиц рыжей полевки. У однодневных рыжих полевок обонятельные луковицы весят 2.0 мг, у только что прозревших 12—14-дневных зверьков вес их возрастает до 18.0, у 17—20-дневных — до 19.4, у взрослых старше 1 мес. — до 20.4 мг.

Как наблюдалось и у предыдущих видов, рост обонятельных луковиц у рыжей полевки неравномерен: от рождения до прозревания они растут быстрее, чем за весь остальной период роста. К 12—14-му дню у только что прозревших полевок вес обонятельных луковиц возрастает в 9 раз по сравнению с таковым у новорожденных. От 12—14-дневного до месячного возраста, т. е. примерно за те же 14—15 дней, он увеличивается лишь в 9.25 раза. Вес обонятельных луковиц у взрослого грызуна со средним весом тела 21 г превышает таковой у новорожденного в 10.2 раза. Таким образом, увеличение веса обонятельных луковиц за первые недели жизни равно 90.0%, в течение дальнейшего ростового периода — только 10.0%.

Отношение веса обонятельных луковиц к весу мозга возрастает от 2.4 при рождении до 3.6% в 12—14-дневном возрасте, оставаясь на протяжении всего дальнейшего роста примерно на этом же уровне.

По отношению к весу тела вес обонятельных луковиц изменяется примерно так же, как и у предыдущих видов: при рождении он равен 0.120%, в 12—14-дневном возрасте 0.260, вскоре после прозревания и в дальнейшем у взрослых особей со средним весом тела 21.3 г постепенно снижается до 0.095%.

Постнатальный рост обонятельных луковиц серой полевки. У 2—3-дневных серых полевок вес обонятельных луковиц равен в среднем 1.9 мг, у 7—8-дневных (накануне прозревания) он возрастает в среднем до 9.7, 14—15-дневные недавно прозревшие полевки имеют вес обонятельных луковиц 9.4 мг. У взрослых животных со средним весом тела 23.8—29.5 г эта величина равна 16.3—16.0 мг.

Как и у других видов, у серой полевки от рождения до прозревания обонятельные луковицы растут быстрее, чем после открытия глаз. Прирост веса обонятельных луковиц за первые 2 недели жизни составляет 73.8% от общего прироста их веса, за весь последующий период роста — лишь 26.2%. На 7—8-й день обонятельные луковицы увеличиваются в весе в 5.1 раза по сравнению с их величиной у новорожденных, на 16—20-й день — только в 5.4 раза. У взрослых особей со средним весом тела 23.8 г вес обонятельных луковиц больше, чем у новорожденных, в 8.5 раза.

Отношение веса обонятельных луковиц к весу мозга у серой полевки на протяжении всего периода роста также возрастает. В 2—3-дневном возрасте оно в среднем равно 1.1%, в 7—8-дневном, накануне прозревания, — 2.9%; в дальнейшем же интенсивность его увеличения снижается, достигая максимума (3.5%) у взрослых особей со средним весом тела 23.8 г.

В изменении веса обонятельных луковиц относительно веса тела наблюдается та же закономерность, что и у других исследованных видов грызунов: в 2—3-дневном возрасте отношение веса обонятельных луковиц к весу тела равно 0.08%, затем оно увеличивается, достигая максимальной величины (0.25%) у 7—8-дневных накануне прозревания, и затем постепенно снижается до 0.05% у взрослых особей.



Таким образом, сравнение веса обонятельных луковиц взрослых особей экологически разных видов грызунов почти одинакового веса тела (от 20 до 25 г) показывает, что наибольший абсолютный и относительный вес их имеет желтогорлая мышь — 28.5 мг и 0.11% от веса тела, несколько меньше он у полевой мыши — 24.8 мг и 0.10% от веса тела, еще меньше у рыжей полевки — 20.4 мг и 0.095% от веса тела и наименьший среди всех изученных видов у серой полевки — 16.3 мг и 0.06% от веса тела. Указанные различия сохраняются в течение всего периода роста со времени открытия глаз. Аналогичные отношения наблюдаются и при сравнении отношения веса обонятельных луковиц к весу мозга. Наибольший относительный вес луковиц у желтогорлой и полевой мыши, наименьший — у серой полевки. Еще ярче разница выступает при сравнении указанного показателя у грызунов с наибольшим для нашего материала весом тела. Вес обонятельных луковиц у желтогорлой мыши составляет 4.5% от веса мозга, у полевой — 4.3, у рыжей полевки — 3.7 и у серой полевки — 3.2%.

### Цито- и миелоархитектоника обонятельных луковиц грызунов

При изучении строения обонятельного анализатора грызунов мы ограничились лишь рассмотрением цито- и миелоархитектоники обонятельных луковиц, являющихся, бесспорно, первичным обонятельным центром. Строение rhinencephalon, связанного не только с функцией обоняния (Филимонов 1949), не исследовалось.

В обонятельных луковицах млекопитающих различают семь слоев (рис. 1, 1—7).

1. Слой волокон обонятельного нерва, или периферический. Образован пучками тонких безмякотных волокон обонятельного нерва. Имеются также нейроглиальные клетки.

2. Слой клубочков. В клубочках, представляющих собой островки серого вещества, волокна обонятельного нерва (A) разветвляются и вступают в синаптический контакт (C) с основными дендритами пучковых (D) и митральных клеток (E), а также с ассоциативными наружными зернистыми клетками (B), окружающими клубочки. Здесь также встречаются клетки нейроглии.

3. Наружный плексиформный слой. Образован главным образом дендритами и коллатералиями митральных и пучковых клеток, а также терминальными отростками внутренних зернистых клеток. В этом слое оканчиваются коллатерали пучковых клеток (G). Аксоны митральных клеток также дают коллатерали к плексиформному слою (I), и затем продолжают в обонятельный тракт (H).

4. Слой митральных клеток. Эллисон (Allison, 1953) рассматривает этот слой как подслой наружного плексиформного слоя. Состоит он из одного-двух или трех концентрических слоев больших мультиполярных нервных клеток, среди которых преобладают митрообразные. Аксоны митральных клеток продолжают в обонятельный тракт.

5. Внутренний плексиформный слой. Здесь переплетаются коллатерали аксонов пучковых и митральных клеток и оканчиваются некоторые разветвления аксонных клеток зернистого слоя, а также некоторые афферентные волокна, входящие в луковицу.

6. Зернистый слой. Состоит из рядов зернистых клеток, между которыми располагаются пучки волокон. Здесь оканчиваются входящие волокна той же самой стороны мозга и противоположной обонятельной луковицы либо расширения на дендритах зернистых клеток (J), либо как свободные окончания около их клеточных тел. Зернистые клетки передают импульсы к плексиформному слою, где они проходят (K) к добавочным дендритам митральных и пучковых клеток.

## 7. Перивентрикулярный, или эпителиальный, слой.

Полученные нами данные показывают, что обонятельные луковицы исследуемых видов грызунов имеют строение, характерное для других млекопитающих. Однако в их микроструктуре можно найти особенности, которые свойственны каждому виду и, по-видимому, связаны с его экологией.

Цито- и миелоархитектоника обонятельных луковиц желтогорлой мыши. При изучении цитоархитектоники обонятельных луковиц желтогорлой мыши можно отметить следующие характерные особенности (рис. 2, а, б, а).

Клубочковый слой состоит из крупных, овальной формы клубочков, которые иногда располагаются в два ряда. В большинстве своем они довольно хорошо отграничены друг от друга большим количеством зернистых клеток.

Наружный плексиформный слой широк, в нем разбросаны зернистые, веретенообразные и треугольные клетки, а также некоторое количество митральных клеток.

Митральный слой состоит из ряда крупных митральных клеток, между которыми лежат зернистые и треугольные клетки. Внутри от митрального слоя располагается неширокий внутренний плексиформный слой с включенными отдельными зернистыми клетками.

Срединную часть луковицы занимает внутренний зернистый слой. Зернистые клетки расположены concentрическими рядами, которые, однако, трудно пересчитать из-за их неправильной формы. В центре луковицы имеется пространство, лишенное клеток.

Что касается миелоархитектоники обонятельной луковицы желтогорлой мыши, то в ее плексиформном слое миелиновые нервные волокна образуют густую сеть (рис. 2, б). Более крупные волокна разделяются на более мелкие и тонкие веточки. На срезах, импрегнированных серебром, в плексиформном слое видны многочисленные отростки митральных клеток, которые проходят через него и вступают в связь с клубочками. Кроме того, здесь имеются отростки других клеток, лежащих как вокруг клубочков, так и в плексиформном и митральном слоях.

Во внутреннем зернистом слое, между рядами зернистых клеток, расположены довольно крупные пучки волокон, более выраженные на латеральной стороне луковицы. Срединную часть луковицы занимает мощный пучок волокон, переходящий в каудальном направлении в обонятельный тракт.

Цито- и миелоархитектоника обонятельных луковиц полевой мыши. У полевой мыши в клубочковом слое клубочки в 1.5—2.0 раза мельче, чем у желтогорлой (рис. 3, а, б, б). Они также располагаются иногда в два ряда и окружены большим количеством зернистых клеток.

Плексиформный слой несколько уже, чем у желтогорлой мыши (см. таблицу). В нем гораздо меньше митральных клеток и клеток треугольной

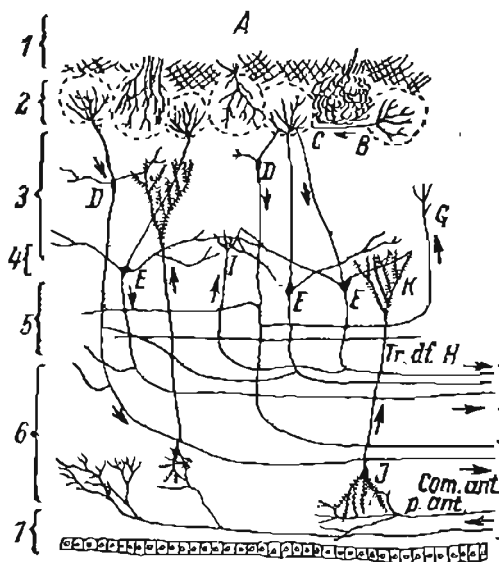


Рис. 1. Схема внутренних отвощений между основными типами клеток в обонятельной луковице (по: Allison, 1953) с изменениями.

Tr. olf. — tractus olfactorius; Com. ant. p. ant. — commissura anterior pars anterior. Остальные пояснения в тексте.

**Ширина слоев обонятельных луковиц на**

Вид	Ширина луковицы на срезе в средней части, в мм	Длина луковицы на срезе, в мм	Ширина клубочкового слоя, в мм	Относитель- ная ширина * клубочкового слоя, в %	Ширина плексиформ- ного слоя, в мм
Желтогорлая мышь . .	2.08	4.85	0.4784	23.0	0.5616
Полевая мышь . . . .	1.5082	4.26	0.2964	19.6	0.3848
Рыжая полевка . . . .	1.6466	3.81	0.3638	22.09	0.3702
Серая полевка . . . .	0.96	2.87	0.1722	17.9	0.2288

\* Отношение ширины слоя к ширине обонятельной луковицы на срезе.

формы, мигрировавших сюда из митрального слоя, больше мелких клеток, чем в соответствующем слое у желтогорлой мыши.

Миелиновые волокна в плексиформном слое тонки и образуют петлистую сеть (рис. 3.). В зернистом слое волокна имеют характер более крупных пучков, лежащих между рядами зерен, причем по толщине и густоте они напоминают миелиновые волокна в этом слое у желтогорлой мыши. В средней части луковицы пучок волокон так же, как у предыдущего вида, довольно крупный.

Цито- и миелоархитектоника обонятельных луковиц рыжей полевки. Клеточное строение обонятельных луковиц рыжей полевки во многом сходно с таковым у желтогорлой мыши (рис. 4, б, в). Клубочковый слой уже, чем у желтогорлой мыши, и состоит из более мелких клубочков, однако по ширине и величине клубочков не уступает таковому у полевой мыши и даже превосходит его. Клубочки окружены большим количеством зернистых клеток. Наружный плексиформный слой несколько уже, чем у обоих предыдущих видов. По характеру клеточного строения, по наличию в нем значительного числа зернистых, а в особенности треугольных митральных клеток, которые лежат ближе к клубочковому слою периферии, этот слой напоминает одноименный слой обонятельной луковицы желтогорлой мыши.

В митральном слое митральные и треугольные клетки располагаются близко друг к другу, напоминая этим строение митрального слоя обонятельной луковицы желтогорлой мыши.

Цито- и миелоархитектоника обонятельных луковиц серой полевки. Клеточное строение обонятельных луковиц серой полевки имеет следующие особенности (рис. 5, а, б, в): клубочковый слой уже, чем у трех предыдущих видов, клубочки небольшие часто сливаются, плексиформный слой также неширок, мигрировавших треугольных и митральных клеток в нем меньше, и, как у полевой мыши, они располагаются в средней части слоя.

В митральном слое клетки несколько более разрежены, как и у полевой мыши.

Основной пучок миелиновых волокон, проходящий в центре обонятельных луковиц, у серой полевки слабо выражен, узок. Сеть миелиновых волокон во внутреннем зернистом слое также довольно редка (рис. 5, б).

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Исследованные грызуны отличаются абсолютной и относительной величиной обонятельных луковиц. Микроструктура их обонятельных луковиц имеет много общего (расположение клеточных слоев, общий состав и характер клеточных элементов и т. д.). Однако в цито- и миелоархитектонике

горизонтальных срезах (средние данные)

Относительная ширина плексиформного слоя, в %	Ширина внутреннего плексиформного слоя, в мм	Относительная ширина внутреннего плексиформного слоя, в %	Ширина внутреннего зернистого слоя, в мм	Относительная ширина внутреннего зернистого слоя, в %	Ширина эпителиального слоя, в мм	Относительная ширина эпителиального слоя, в %
27.0	0.0832	4.0	0.4680	22.5	0.0624	3.0
25.5	0.0624	4.13	0.318	21.0	0.0390	2.57
22.4	0.0762	4.62	0.3812	23.1	0.05893	3.57
23.8	0.0742	7.6	0.3802	39.6	0.0416	4.33

обонятельных луковиц можно обнаружить черты, свойственные каждому виду и выражающиеся в степени развития отдельных слоев, их ширине и длине, в величине клубочков, в характере распределения клеточных и волокнистых элементов.

Желтогорлая мышь имеет наибольшую среди изученных видов относительную величину обонятельных луковиц. Для ее микроструктуры характерны максимально широкий клубочковый слой, содержащий округлые клубочки, широкий наружный плексиформный слой, в один-два ряда расположенные митральные клетки в соответствующем слое, наличие густой сети миелиновых волокон во внутреннем зернистом слое и мощного пучка волокон в средней части луковичи. Такое строение обонятельной луковичи у этого вида может быть связано со значительной остротой обоняния. Исследованиями Эллисона показано, что именно с клубочками, где осуществляется синаптическая связь окончаний обонятельного нерва и разветвлений дендритов митральных и пучковых клеток, связана острота обоняния. У полевой мыши и рыжей полевки, в жизни которых обоняние также играет значительную роль, обонятельные луковицы имеют относительно меньшие размеры, чем у предыдущего вида. Характерны довольно крупные клубочки соответствующего слоя, сеть миелиновых волокон густа, однако более редка, чем у желтогорлой мыши.

Серая полевка, обладающая наименьшей остротой обоняния среди исследованных видов, имеет наименьшие по относительной величине обонятельные луковицы с мелкими клубочками, узкие наружный плексиформный и митральный слой и слабо развитые миелиновые волокна.

Появление межвидовых различий в величине и микроструктуре обонятельных луковиц у близких видов можно отчасти, как нам представляется, объяснить влиянием различных условий существования, различным образом жизни этих грызунов.

Число растений, семена которых употребляются в пищу желтогорлой мышью, невелико. Чем ограниченнее выбор кормов, тем больше должны быть развиты органы чувств, и в том числе органы обоняния, позволяющие животному отыскивать пищу. Семена, которыми питается желтогорлая мышь, часто прикрыты слоем почвы или опавших листьев, и их трудно обнаружить с помощью зрения. Большая роль принадлежит обонянию при отыскивании семян в лесной подстилке, особенно в условиях плохой освещенности, так как желтогорлая мышь ведет сумеречно-ночной образ жизни. Естественно поэтому, что она имеет крупные обонятельные луковицы. Наличие в них крупных клубочков в гломерулярном слое, широкого плексиформного слоя с большим количеством клеточных элементов разнообразной формы и густой сетью миелиновых волокон, крупных митральных клеток свидетельствует о большей степени развития органа обоняния у этого вида по сравнению с другими.

Полевая мышь питается смешанной пищей. Наряду с семенами существенную часть ее рациона составляют зеленые части растений. Особенно велика в питании этого вида роль животного корма. Обонятельные луковицы ее несколько меньше, чем у предыдущего вида, но развиты хорошо.

Питание рыжей полевки приближается к таковому у мышей по значительной доле семенного корма в ее рационе. По величине обонятельных луковиц она несколько уступает полевой мыши, но превосходит в этом отношении серую полевку.

Серая полевка — типичный эврифаг-зеленоед с очень широким выбором кормов. Она не нуждается в особом развитии органов чувств, и в частности обоняния, при отыскивании пищи, которую находит в изобилии вокруг нор. Этими особенностями питания и объясняются, по-видимому, небольшие размеры ее обонятельных луковиц, для строения которых характерны мелкие клубочки, узкий плексиформный слой с малым количеством мигрировавших клеток в нем, редким и узким пучком миелиновых волокон.

Наши данные согласуются с результатами, полученными другими исследователями (П. А. Свириденко с сотрудниками, Л. В. Ганешина и Н. Н. Гуртовой) на этом же самом материале, но с использованием других методов.

В опытах А. П. Свириденко семена подсолнуха закапывались в земляной грунт на разную глубину (от 3 до 30 см). При помещении семян на глубину 3 см желтогорлая мышь обнаружила и разрыла 93 из 105 мест, где они были скрыты, т. е. 96%. Полевая мышь из 93 мест разрыла 63—84%. Из всех 6 видов, участвовавших в опыте (кроме упомянутых, это были лесная и курганчиковая мыши, серая и рыжая полевки), серая полевка оказалась наименее способной к разыскиванию корма, зарытого в землю. П. А. Свириденко также показано, что желтогорлая мышь распознает семена, зарытые на глубину не только 3—5, но и 7, 11, 25—30 см.

Л. В. Ганешина и Н. Н. Гуртовой (1935), изучавшие носовые раковины у мышевидных грызунов, пришли к заключению, что: 1) мыши и полевки имеют хорошо развитые органы обоняния; 2) у мышей органы обоняния развиты в значительно большей степени, чем у полевок; 3) по степени сложности строения органа обоняния из 6 рассмотренных видов, желтогорлая мышь стоит на первом месте, полевая — на втором, затем идет серый хомячок и на последнем месте — серая полевка.

И. П. Ершова и Б. Ю. Фалькенштейн (1948), отрицая первостепенную роль обоняния при отыскивании пищи грызунами, все же признают, что чувствительность обонятельного рецептора у мышей выше, чем у полевок. П. А. Свириденко (1951в), И. П. Ершова и Б. Ю. Фалькенштейн (1948), а также Н. И. Ларина (1952) и Н. И. Калабухов (1952), изучившие этот вопрос, объясняют различие в степени остроты обоняния у полевок и мышей направлением эволюции питания в данных систематических группах. Мыши-стенофаги должны обладать более развитым обонянием, чтобы находить свойственный им корм среди разнообразных пищевых веществ в местах их обитания. Полевки-эврифаги не нуждаются в хорошо развитом обонянии, так как в изобилии находят везде корм.

Признавая существенное значение обоняния при отыскивании пищи грызунами, мы вместе с тем не отрицаем роли других рецепторов в обнаружении пищевых объектов. Во взаимодействии животного с окружающей средой, в контакте с различными агентами внешнего мира органы чувств взаимосвязаны и действуют в совокупности, как единое целое, хотя развиты и в неодинаковой степени у разных видов грызунов в соответствии с особенностями их образа жизни. Как правильно отметила А. Г. Понугаева, животное при обнаружении пищи ориентируется не по одному какому-либо ее свойству, а по целому комплексу раздражителей, воспри-

нимаемых с различных анализаторов, так как «природа действует на животное и совокупностью нескольких и часто очень многих элементов, комплексными раздражителями» (И. П. Павлов, Собр. соч., т. IV, М.—Л., 1951, стр. 53).

Развитию органов обоняния у желтогорлой мыши соответствуют и хорошо развитые органы зрения и слуха (Полякова, 1954, 1956а, 1956б, 1958), а также, несомненно, прекрасное осязание и мышечное чувство. Наряду со слабее развитым обонянием у серой полевки наблюдаются также и менее развитые органы слуха и зрения и, вероятно, более слабое мышечное чувство.

Хорошее развитие анализаторов у желтогорлой мыши связано с крупными размерами мозга, и в частности больших полушарий, у этого вида, менее развитые анализаторы серой полевки — с небольшой величиной ее мозга и больших полушарий.

#### ЛИТЕРАТУРА

- А с т а н и н Л. П. и Ю. Г. Ш е в ч е н к о. 1954. Экологическая морфология головного мозга некоторых млекопитающих. Сообщение I. Различия в строении головного мозга большой и краснохвостой песчанок в связи с их образом жизни. Тез. докл. научн. сессии по вопр. морфол., посвященной 100-летию со дня рожд. проф. А. А. Красуской. Л. : 17—18.
- Б а ш е н и н а Н. В. 1953. К вопросу об определении возраста обыкновенной полевки (*Microtus arvalis* Pall.). Зоол. журн., 22, 4 : 730—743.
- Г а я е ш и н а Л. В. и Н. Н. Г у р т о в о й. 1953. Строение органов обоняния у мышей и полевок. Зоол. журн., 32, 4 : 722—729.
- Е р ш о в а И. П. 1952. О некоторых особенностях обонятельной рецепции у грызунов. Зоол. журн., 31, 1 : 146—149.
- Е р ш о в а И. П. и Б. Ю. Ф а л ь к е н ш т е й н. 1948. О роли обонятельного рецептора в питании полевок и мышей. Журн. общ. биол., 9, 5 : 410—420.
- Е р ш о в а И. П. и Ю. Б. Ф а л ь к е н ш т е й н. 1951. О роли зрения при отыскивании пищи некоторыми дикими грызунами. Журн. общ. биол., 12, 4 : 296—299.
- К а л а б у х о в Н. И. 1952. К вопросу о роли различных рецепторов в поисках пищи у грызунов. Зоол. журн., 31, 4 : 564—569.
- Л а р и н а Н. И. 1952. О роли обонятельного и зрительного рецепторов у грызунов. Зоол. журн., 31, 3 : 419—420.
- М а к с и м о в А. А. 1948. О соотношении полов в популяции серой полевки (*Microtus arvalis* Pall.). Изв. АН СССР, сер. биол., 1 : 67—72.
- Н а у м о в Н. П. 1939. Экологические особенности степных мышей и полевок. Зоол. журн., 18, 4 : 711—732.
- Н а у м о в Н. П. 1948. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. Изд. АН СССР, М.—Л. : 1—202.
- П о л я к о в а Р. С. 1954. Экологическая морфология головного мозга млекопитающих. Сообщение II. Возрастные особенности строения мозга некоторых видов грызунов в связи с их образом жизни и двигательной активностью. Тез. докл. научн. сессии по вопр. морфол., посвящ. 100-летию со дня рожд. проф. А. А. Красуской. Л. : 19—20.
- П о л я к о в а Р. С. 1956а. О взаимосвязи величины мозга и особенностей строения анализаторов некоторых видов млекопитающих (грызунов) с их образом жизни. Тез. докл. совещ. по вопр. эволюц. физиол. нервн. системы. Л. : 126—137.
- П о л я к о в а Р. С. 1956б. Возрастные особенности строения мозга некоторых млекопитающих (грызунов) в связи с условиями существования и двигательной активности. Автореф. канд. дисс. Л. : 1—18.
- П о л я к о в а Р. С. 1958. Межвидовые различия в величине глаз и строении коркового конца зрительного анализатора у некоторых грызунов в связи с их образом жизни. Тез. докл. VI Всесоюзн. съезда анатомов, эмбриол. и гистол., 1. Харьков : 471—473.
- П о н у г а е в а А. Г. 1954. Обонятельный анализатор и пищедобывательная роющая деятельность грызунов. Зоол. журн., 33, 4 : 869—875.
- С в и р и д е н к о П. А. 1947. О росте и продолжительности жизни полевой мыши *Arodetus agrarius* Pall. ДАН СССР, 58, 9 : 2111—2114.
- С в и р и д е н к о П. А. 1951а. Значение грызунов в проблеме лесоразведения и защита от них питомников и полезащитных лесных полос. Тр. Инст. зоол. АН УССР, VI : 3—45.

- С в и р и д е н к о П. А. 1951б. О росте и развитии лесной желтогорлой мыши *Ardemus flavicollis* Melch. Тр. Инст. зоол. АН УССР, VI : 127—135.
- С в и р и д е н к о П. А. 1951в. Теоретические разногласия о роли обонятельного рецептора у грызунов и практическое их преломление. Зоол. журн., 30, 4 : 344—351.
- С в и р и д е н к о П. А. 1952. Ище про роль нюхового рецептора у грызунов при разшукованні ними їжі. Вісник АН УССР, 6 : 48—57.
- С в и р и д е н к о П. А. 1954. Разыскивание грызунами корма в земле и условные рефлексы у них на непищевые запахи. Зоол. журн., 33, 4 : 876—888.
- С в и р и д е н к о П. А. и Л. Л. Г и р е н к о. 1951. Значение обонятельного рецептора при разыскивании грызунами корма. Тр. Инст. зоол. АН УССР, VI : 94—116.
- С в и р и д е н к о П. А. и Е. М. Н а ш и в а н к о. 1951. Реакция мышевидных грызунов на вещества, обладающие сильным неприятным запахом. Тр. Инст. зоол. АН УССР, VI : 117—126.
- Ф а л ь к е н ш т е й н Б. Ю. 1952а. О так называемых теоретических разногласиях по вопросу о роли обонятельного рецептора у грызунов. Зоол. журн., 31, 1 : 139—145.
- Ф а л ь к е н ш т е й н Б. Ю. 1952б. Учение И. П. Павлова о высшей нервной деятельности животных и проблема борьбы с вредными позвоночными. Журн. общ. биол., 13, 6 : 435—444.
- Ф а л ь к е н ш т е й н Б. Ю. 1953. Опыт изучения анализаторных функций у вредных грызунов в целях разработки мер борьбы с ними. Усп. соврем. биол., 35, 1 : 123—133.
- Ф е н ю к Б. К. и М. В. Ш е й к и п а. 1940. Длительность жизни в природе полевых (*Microtus arvalis* Pall.). Вестн. микробиол., эпидемиол., паразитол., 19, 3—4 : 571—590.
- Ф и л и м о н о в И. Н. 1949. Сравнительная анатомия коры большого мозга млекопитающих. Палеокортекс, архикортекс и межзачаточная кора. Изд. АМН СССР, М. : 1—157.
- Ф о л и т а р е к С. С. 1948. Хищные птицы как фактор естественного отбора в природных популяциях мелких грызунов. Журн. общ. биол., 9, 1 : 47—64.
- Ч е н ц о в а Н. Ю. 1952. Поведение мышевидных грызунов при отыскивании пищи и защита от них семян в посевах. Зоол. журн., 31, 3 : 422—433.
- Ш е в ч е н к о Ю. Г. и А. И. К у з н е ц о в а. 1952. Комплексный метод обработки мовга и модификации окрасок для изучения клеточных и волокнистых систем. Арх. анат., гистол. и эмбриол., 29, 4 : 83—89.
- Allison A. C. 1953. The structure of the olfactory bulb and its relationship to the olfactory pathways in the rabbit and the rat. J. Comp. Neurol., 98, 2 : 309—353.
- Cajal S. R. 1903. Studien über die Hirnrinde des Menschen, 4. Die Riechrinde beim Menschen und Säugetier. Leipzig.
- Crosby E. C. a. T. H u m p h r e y. 1939. A comparison of the olfactory and accessory olfactory bulbs in certain representative vertebrates. Pap. Mich. Acad. Sci., Arts a. Letters, 24: 95—104.
- Kleiner G. 1933. Bulbus olfactorius der weissen Ratte. Z. Anat. u. Entwicklungsgesch., 102, 2—3 : 232—245.
- Read E. A. 1908. A contribution to the knowledge of the olfactory apparatus in dog, cat and man. Amer. J. Anat., 8 : 17—47.
- Rose M. 1929. Cytoarchitektonischer Atlas der Grosshirnrinde der Maus. J. Psychol. u. Neurol., 40, 1—2 : 1—64.
- Smith C. G. 1937. Pathologic changes in olfactory nasal mucosa of albino rats with «stunted» olfactory bulbs. Arch. Otolaryngol., 25 : 131—143.
- Stephan H. 1954. Vergleichend-anatomische Untersuchungen an Hirnen von Wild- und Haustieren. II. Die Oberflächen des Allocortex bei Wild- und Hausform von *Erimys norvegicus* Erxl. C. Gegenbaurs morphol. Jahrb., 93, 4 : 425—471.

П. П. Стрелков

## ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ НАБЛЮДЕНИЯ ЗА ЗИМНЕЙ СПЯЧКОЙ ЛЕТУЧИХ МЫШЕЙ (CHIROPTERA, VESPERTILIONIDAE) ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

Изучение биологии летучих мышей в условиях севера представляет значительный интерес. Суровый климат должен оказывать сильное влияние на весь годовой цикл животных и предъявлять особые требования к обитающим здесь видам. В «крайних» условиях существования близ северных границ ареалов летучие мыши должны особенно четко проявлять те особенности, которые позволили этой южной по происхождению группе млекопитающих приспособиться и освоить пространства севера.

Сведения о биологии летучих мышей на севере европейской части СССР ограничены наблюдениями эстонских зоологов (Линг, 1953; Поотс, 1956) и нашими опубликованными ранее данными (Стрелков, 1958). Настоящая статья представляет собой часть обширного исследования, посвященного изучению зимнего периода в жизни летучих мышей в условиях Ленинградской обл. ( $60^{\circ}$  с. ш.). Ниже изложены материалы, касающиеся фенологии спячки, зимней активности летучих мышей, динамики их веса, а также связанных с зимней спячкой особенностей размножения.

С перерывами работа продолжалась с 1952 по 1964 г., наблюдения охватывали осенний, зимний и весенний периоды. Исследования проводились преимущественно в трех пунктах Ленинградской обл.: Саблинских, Староладожских и Корповских пещерах-пitolьнях, где в холодное время года концентрируется значительное число рукокрылых. Подробное описание этих убежищ сделано нами ранее (Стрелков, 1958). Все они — старые подземные выработки белого кварцевого песка и уже много лет стоят заброшенными. В группе Саблинских штолен близ пос. Ульяновка Тосненского р-на шесть расположенных недалеко друг от друга подземелий, однако большинство наших наблюдений проводилось в Большой пещере на левом берегу р. Тосны. Близ поселка Старая Ладога Волховского р-на имеются три системы штолен, из них наибольший интерес представляет Большая Староладожская пещера на левом берегу и Малая пещера на правом берегу р. Волхова. Вблизи небольшой Корповской штольни, расположенной в 17 км от г. Луги, других подземных сооружений нет.

Пещеры-штольни Ленинградской обл. имеют различные размеры: общая совокупность лабиринтов подземных ходов Большой Саблинской или Староладожской пещер достигает многих сотен метров, другие штольни не превышают нескольких десятков метров. Высота подземных ходов и залов колеблется от 0.5 до 5 м (обычно 1.5—2.5 м). Большинство штолен сильно разрушено обвалами, их стены и потолки изобилуют трещинами,



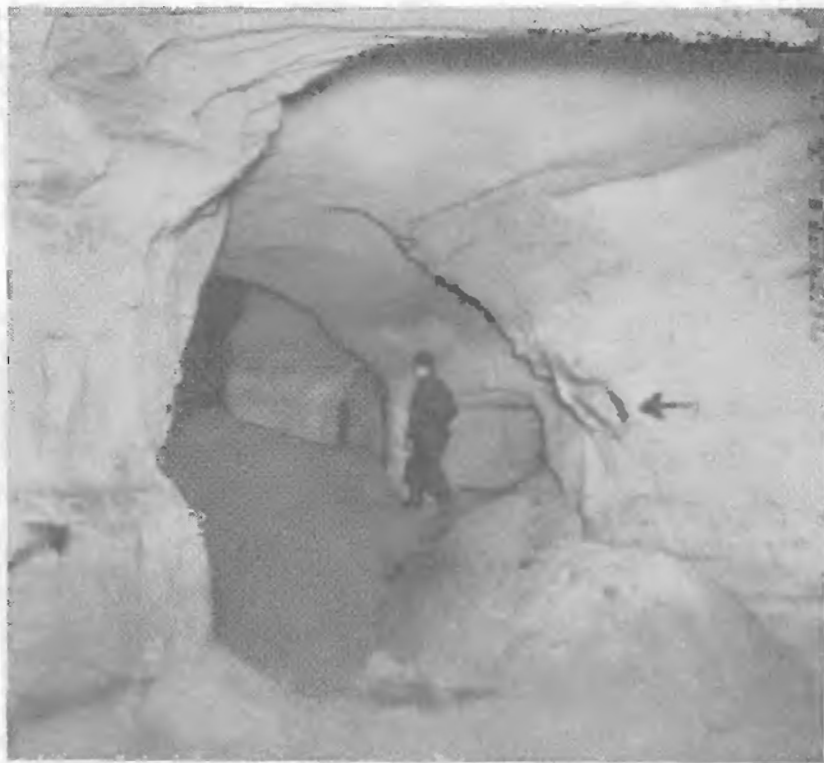


Рис. 1. Типичный участок Саблинских пещер-штолен.

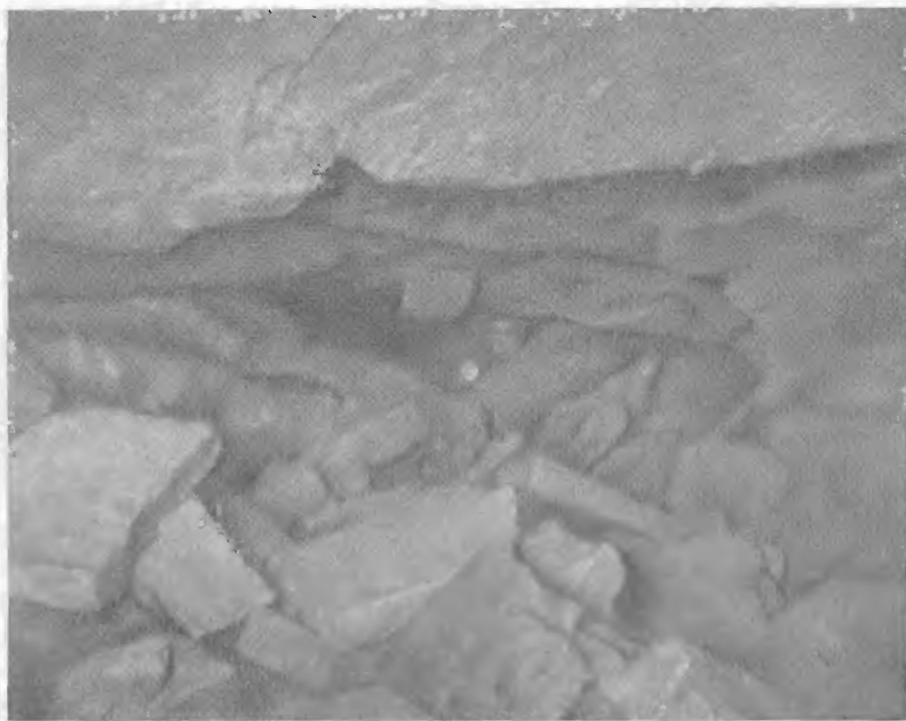


Рис. 2. Разрушенный участок Саблинских пещер-штолен.

местами ходы перекрывают конусы обрушившейся сверху породы. Весной подземелья частично или полностью заливаются талыми водами, в каждом из них имеются постоянно залитые водой участки и многочисленные «капельницы» (рис. 1, 2, 9).

Микроклимат подземелий благоприятен для зимовки летучих мышей. Температура в глубине подземелий 3—7° и почти не меняется в течение года, относительная влажность воздуха постоянно равна 85—100%.

В пещерах-штольнях Ленинградской обл. зимуют 6 видов летучих мышей: прудовые ночницы (*Myotis dasycneme*), водяные ночницы (*M. daubentoni*), усатые ночницы (*M. mystacinus*), ночницы Наттерера (*M. nattereri*), ушаны (*Plecotus auritus*) и северные кожанки (*Eptesicus nilssoni*). В Саблинских и Староладожских пещерах еще сравнительно недавно зимовало по многу сотен зверьков, однако в последние годы количество их резко сократилось. В Саблинских пещерах, где представлены все 6 названных видов, наиболее многочисленны были ушаны и усатые ночницы, заметно уступали им в количестве ночницы Наттерера, прочие виды малочисленны. В штольнях Старой Ладogi доминируют водяные и прудовые ночницы, усатые ночницы и ушаны немногочисленны, северные кожанки единичны и встречаются не каждый год. В Корповской пещере ежегодно зимуют до нескольких десятков ушанов и редкие водяные ночницы, усатые ночницы и северные кожанки.

Автор выражает глубокую благодарность Вере Петровне Дмитриевой, оказавшей большую дружескую помощь в тяжелых условиях зимней полевой работы.

#### ПЕРЕСЕЛЕНИЕ ЛЕТУЧИХ МЫШЕЙ В ПЕЩЕРЫ ОСЕНЬЮ

В летнее время пещеры-штольни Ленинградской обл. практически необитаемы летучими мышами, что объясняется, вероятно, их неблагоприятной низкой температурой. В ближайших окрестностях зимних убежищ активность животных в летнее время также не отмечается.

Заметное увеличение числа летучих мышей в Саблинских пещерах начинается со второй половины августа. Так, 18 VIII 1957 здесь обнаружено не менее 50—60 животных 4 видов, по наблюдениям других лет почти столь же значительной была численность летучих мышей в конце августа—первых числах сентября. Среди обнаруженных животных преобладали водяные ночницы, основная масса которых держалась колонией в несколько десятков особей под потолком высоких, прогретых за лето до 10—12° передних залов. В других пещерах летучие мыши держались поодиночке или небольшими группами из двух-пяти особей. В основном они встречались в наиболее теплых, ближайших ко входам участках (7—10°), однако часть зверьков мы находили в глубине подземелий при температуре 4—6°. В таких условиях встречались почти исключительно ушаны. Важно отметить, что низкая температура убежища, равная таковой в зимние месяцы, не мешала животным каждый вечер просыпаться и вылетать на кормежку. Полностью вечерний вылет заканчивался к 20 ч. 30 м.—21 часу.

Почти все летучие мыши, отловленные в пещерах в конце лета, оказались молодыми особями, среди которых резко преобладали самцы. За редким исключением животные были слабо упитаны и еще явно не подготовлены к зимней спячке. Их размещение и численность непостоянны; возможно, что часть животных лишь ненадолго (и не каждый год) задерживается здесь.

О возможности необычного раннего появления летучих мышей на местах зимовок в пещерах Пенсильвании сообщает Мор (Mohr, 1932), а в Новой Англии — Гриффин (Griffin, 1940). Гриффин указывает, что найденные животные (преимущественно самцы) находились в глубоком оцепенении. Дей-

ствительно, в холодных подземельях дневной сон летучих мышей столь же глубок, как и в зимние месяцы, и по всем внешним проявлениям не отличается от зимней спячки. Можно предполагать, что и в наблюдавшихся американскими исследователями случаях летучие мыши использовали пещеры как дневное убежище и продолжали по ночам вести активный образ жизни. Вселение летучих мышей в пещеры в конце лета связано, вероятно, с низкой температурой подземелий, благоприятной для быстрого накопления жировых запасов перед зимовкой.

### Сроки и последовательность заселения зимних убежищ

Массовое переселение летучих мышей в пещеры и начало их зимней спячки в условиях Ленинградской обл. относятся ко второй половине—концу сентября. Непосредственно наблюдать это явление нам удалось в Староладожских пещерах осенью 1956 г. 17 IX при их тщательном ос-

мотре ни одной летучей мыши обнаружить не удалось, однако в сумерках близ входов были замечены летающие животные, часть из которых исчезала внутри подземелий. На следующий день мы начали наблюдения у входа в Большую Староладожскую пещеру, которые с перерывами продолжались до 31 X и заняли в общей сложности 10 суток. Для учета прибывающих летучих мышей узкая горловина в нескольких метрах от входа в пещеру была перекрыта тонкой сетью, в которую попадались почти все пытающиеся залететь внутрь зверьки (рис. 3).

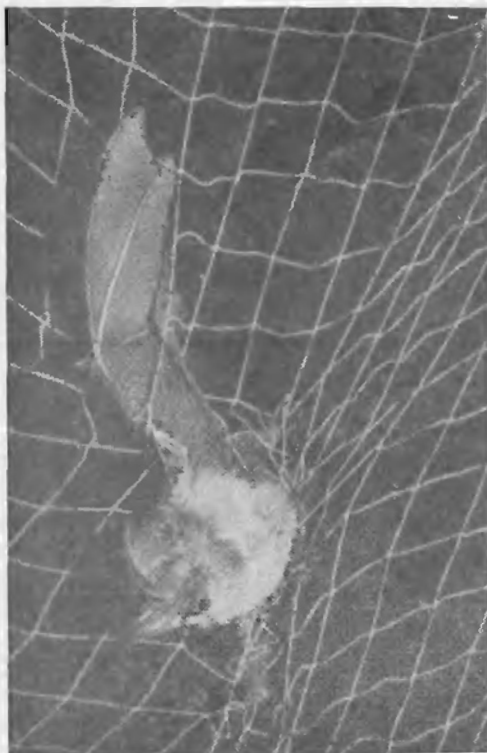


Рис. 3. Ушан, попавший в расставленную у входа в пещеру сеть.

Летучие мыши влетали в пещеру исключительно в темноте, попыток влететь в пещеру в светлое время суток не наблюдалось. Первые животные появлялись начиная с 20 ч. 30 м. в ясные вечера или с 19 ч. 30 м. в пасмурную погоду; прекращался лёт к 4—5 час. утра. Наибольшее количество животных обычно влетало в первую половину ночи, до 24 час., и только в одном случае максимальная интенсивность лёта пришлась на время между 24—3 час.

Влетали в пещеру летучие мыши как поодиночке, так и небольшими группами до шести-семи особей одного или разных видов. В разгаре лёта интервал времени между появлением животных обычно не превышал 2—5 мин., и только к концу ночи достигал получаса и даже часа. Характерно, что после значительного перерыва одновременно, с небольшими интервалами, обычно появлялось сразу несколько зверьков.

В период массового переселения животных всю ночь над пещерой и в ближайших ее окрестностях можно было видеть пять-шесть, а то и до 10 пролетающих в поле зрения летучих мышей. Редко в одиночку, чаще парами или небольшими цепочками, как бы гонаясь друг за другом, зверьки почти беспрестанно мелькали в лунном свете, то исчезая, то появляясь вновь. Число их не снижалось заметно и после того, как несколько десятков летучих мышей уже скрылось в пещере, так как в кружащийся хоровод

включались все новые и новые особи. Прерывистость, наблюдающаяся при влете животных в пещеру, и определялась тем, что целые группы зверьков, в которых каждый последующий точно повторял движения предыдущего, внезапно устремлялись в подземелье: передние как бы увлекали за собой задних. Пары или группы гонящихся друг за другом зверьков, отловленные у входа в подземелье, могли быть одного пола и разных видов. Поэтому мы предполагаем, что биологический смысл этого явления — не брачные игры, а скорее своеобразное «оповещение» одними животными других о близости подходящего для зимовки места. Последние в условиях севера достаточно редки и дефицитны. Речные долины, в берегах которых расположены все известные нам подземелья, вероятно, издавна привлекают рукокрылых обилием трещин, полостей и других естественных укрытий; однако и при активном поиске обнаружить небольшие по размеру входы в большинство пещер очень трудно. В этих условиях привлечение одними животными других может иметь большое значение. Летучие мыши всегда охотно присоединяются к скоплению себе подобных и, включившись в кружащийся над пещерой «хоровод», вовлекаются общим потоком в подземелье.

Т а б л и ц а 1

Количество летучих мышей, отловленных у входа в Староладожскую пещеру осенью 1955 г.

Дата отлова	Состояние погоды	<i>Myotis dasycneme</i>		<i>M. daubentonii</i>		<i>M. mystacinus</i>		<i>Plecotus auritus</i>		Не определены	Всего
		♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀		
18 IX	3—4°, безветренно . .	2	5	14	22	3	2	1	—	3	52
23 IX	1—3, » . . . . .	—	2	7	9	—	—	1	—	2	21
24 IX	7—9, ветер . . . . .	7	2	17	18	2	2	—	—	—	48
5 X	7—8, ясно, безветренно	17	4	28	9	3	3	—	1	3	68
6 X	7, слабый дождь . .	16	10	17	12	1	—	1	1	—	58
7 X	7, сильный дождь, ветер	6	6	6	4	1	—	—	—	—	23
8 X	2—3, ясно, ветер . .	4	1	6	3	—	—	1	—	—	15
21 X	6, дождь . . . . .	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1
22 X	5—6, сильный дождь	Прилета не наблюдалось То же									
30 X	—1——5, под утро снег										

В табл. 1 сведены результаты почти полного отлова животных, влетевших в пещеру во время наших ночных дежурств. Число пойманных за ночь летучих мышей колебалось от 15—20 до 70. Лёт зверьков наблюдался и в дождливую, и в ветреную погоду, однако создается впечатление, что в ненастные ночи число летучих мышей уменьшалось. В последующие годы удалось установить, что иногда по неизвестным причинам поступление в пещеру новых особей может на несколько дней полностью прекращаться.

18 IX 1956, в первую ночь наших наблюдений, среди влетающих животных преобладали старые половозрелые самки. 23—24 IX соотношение полов было примерно равным; с начала октября стали преобладать самцы, а среди самок — молодые неполовозрелые особи. Резкое преобладание самцов отмечалось и 3 X 1962, когда из 36 отловленных у входа прудовых и водяных ночниц было только семь самок.

О более раннем уходе на зимовку старых самок говорят и другие наблюдения: 27 IX 1955 из 34 ночниц, найденных в Староладожской пещере, 23 оказались самками и только 11 — самцами, в то время как в зимнее время самцы численно преобладали или соотношение полов было примерно равным. Отлов летучих мышей у входа в пещеру показал также, что количественное соотношение двух массовых видов менялось во времени: 18—

24 IX число пойманных прудовых ночниц составляло только около 20% от числа водяных, а 5—9 X — уже около 75%. Это может свидетельствовать о том, что первый вид уходит на зимовку несколько позднее, чем второй.

По-видимому, подавляющее большинство влетающих в пещеру особей вскоре засыпало и уже не делало попыток покинуть зимнее убежище. Во время ночных наблюдений мы лишь изредка, не более двух-трех раз в ночь, отмечали подлеты летучих мышей изнутри подземелья к затянутому сетью входу. Желудки отловленных в момент влета в пещеру прудовых и водяных ночниц были пустыми и лишь у немногих пойманных ушанов оказались заполненными густой кашеобразной массой зеленовато-бурого

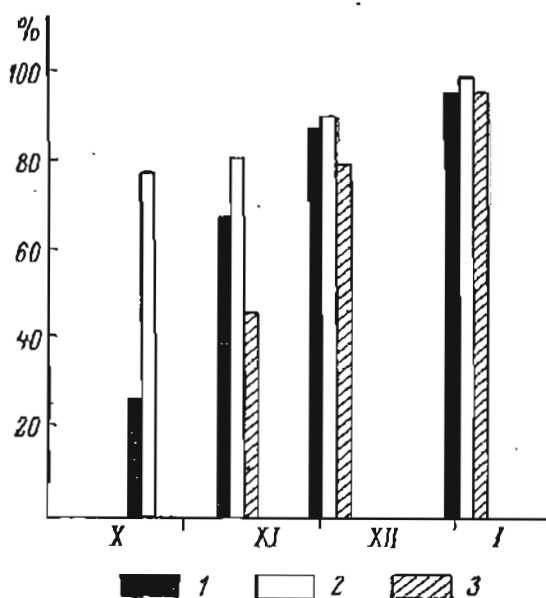


Рис. 4. Нарастание численности летучих мышей в Корповской пещере в осенне-зимние месяцы. Средние данные за семь сезонов, в % к общему числу животных, зимовавших в годы наблюдений.

1 — *Myotis daubentonii* и *M. mystacinus*; 2 — *Plecotus auritus*; 3 — *Eptesicus nilssoni*.

с третьей декады сентября до конца октября с максимумом в первую половину этого срока. Четких различий между этими видами установить не удалось; создается впечатление, что прудовые ночницы уходят на зимовку незначительно позднее, чем водяные и усатые. Старые самки появляются на местах зимовок несколько раньше, чем самцы и молодые животные, а более упитанные зверьки (см. стр. 292) несколько опережают, по-видимому, менее подготовленных к спячке.

Заметно позднее перечисленных видов уходят на зимовку ушаны. Первые зверьки появляются в пещерах с начала октября, однако массовое вселение их в зимние убежища начинается лишь с середины этого месяца и продолжается до середины ноября (рис. 4). В пределах этого срока время массового появления ушанов в пещерах заметно меняется в зависимости от условий осени. Различий в поведении животных разного пола и возраста установить у этого вида не удалось.

Уход на зимовку северных кожанок, повсюду немногочисленных, примерно совпадает с таковым у ушанов или происходит незначительно позднее. Первых особей можно встретить в пещерах с начала октября, однако регулярно они начинают попадаться здесь лишь в последней декаде

цвета (предположительно полупереваренными остатками гусениц или куколок). В конце сентября—начале октября ушаны еще продолжали вести активный образ жизни и питаться. Видимо, массовый прилет ночниц в пещеру осенью 1956 г. закончился в конце второй декады октября (табл. 1).

В отличие от осени 1956 г. переселение летучих мышей в Староладожские пещеры осенью 1955 г. началось несколько раньше. Число пайденных в пещере ночниц в конце сентября превосходило таковое в 1956 г. более чем в три раза, однако к концу октября разницы в количестве зимующих животных установить уже не удалось.

Указанные сроки и последовательность массового переселения ночниц в зимние убежища могут считаться типичными для Ленинградской обл. По наблюдениям ряда лет и в разных пещерах, усатые, водяные и прудовые ночницы уходят на зимовку сравнительно рано и примерно в одно время:

октября или в начале ноября. В ноябре переселение в пещеры ушанов и северных кожанков может происходить в морозную и снежную погоду. Так, вечером 7 XI 1955 при температуре  $-5^{\circ}$  нами была поймана при влете в Корповскую пещеру старая самка ушана, зимовавшая здесь и в предыдущем году.

По срокам появления в зимних убежищах от всех других видов летучих мышей отличаются ночницы Наттерера. В Саблиньских пещерах, единственном месте в Ленинградской обл., где они зимуют в заметном числе, эти ночницы начинают регулярно встречаться лишь с начала—середины ноября; лишь дважды за 7 лет наблюдений две одиночные особи этого вида отмечены раньше этого срока — в середине—конце октября. Осенью 1953 г. первая ночница Наттерера найдена 15 XI, в 1954 г. — 25 XI, в 1955 г. — 2 XII, в 1956 г. — 26 XI, в 1959 г. — 3 XI, а единственная отмеченная в Корповской пещере особь залетела в убежище между 19 X и 9 XI. Следует отметить, что до первой осенней находки этого вида обычно проводилось не менее трех, а чаще пять-шесть обходов пещер, так что возможность пропуска маловероятна. После первых ноябрьских находок ночницы Наттерера начинают попадаться в пещерах регулярно и во все возрастающем количестве.

### Стабильность зимующей популяции летучих мышей

Наряду с непосредственными наблюдениями за прилетом летучих мышей с осени мы проводили регулярные осмотры подземелий и подсчитывали численность прибывших для спячки зверьков. Все найденные животные обычно кольцевались; предполагалось, что по прекращении находок неокольцованных особей можно будет установить время окончания притока в убежища новых животных и одновременно выяснить общую численность зимующей здесь популяции.

Этот простой метод в условиях больших, хорошо заселенных летучими мышами пещер не оправдал себя. В табл. 2 сведены данные поголовного кольцевания всех найденных в Большой Саблиньской пещере летучих мышей осенью и зимой 1954—1955 гг. Цифры показывают, что немеченные животные продолжали ловиться в течение всей зимы, их количество заметно не уменьшалось. Одновременно число окольцованных ранее зверьков, находимых в пещере, лишь незначительно увеличивалось от экскурсии к экскурсии, а во второй половине зимы не только относительно, но и абсолютно уменьшалось. Таким образом, в течение всей зимы мы обнару-

Таблица 2

Количество летучих мышей, найденных и окольцованных в Большой Саблиньской пещере зимой 1954/55 г. (по месяцам)

	X	XI	XII	I	II	III	IV	Всего
<i>Plecotus auritus</i> . . . . .	10	39	24	28	13	11	20	145
<i>Myotis mystacinus</i> . . . . .	11	22	15	14	17	4	9	92
<i>M. nattereri</i> . . . . .	—	1	7	9	6	4	14	41
<i>M. daubentoni</i> . . . . .	2	4	4	1	2	1	10	24
<i>M. dasycneme</i> . . . . .	3	2	—	1	—	—	1	7
<i>Eptesicus nilssonii</i> . . . . .	1	9	2	1	—	—	2	15
Всего . . . . .	27	77	52	54	38	20	56	324
Число экскурсий . . . . .	1	4	4	2	2	1	2	16
Среднее число особей, окольцованных за одну экскурсию	27	19	13	27	19	20	28	22



живали в пещере новых животных, меченые же особи исчезали. Сходное явление наблюдалось и в другие годы как в Саблинских, так и в Староладожской пещерах.

Если исчезновение окольцованных особей еще можно объяснить тем, что сама процедура кольцевания распугивает зверьков, то появление новых особей не должно быть связано с вмешательством человека. Можно дать два различных объяснения этому явлению: 1) летучие мыши действительно прибывают в пещеры и покидают их в течение почти всех зимних месяцев, 2) оно есть результат методической ошибки, обусловленной невозможностью выявить всех или даже большую часть вселившихся с осени животных, рассеянных по обширной площади подземелий. В этом случае появление новых особей в зимнее время объясняется перемещением зверьков, ускользнувших ранее от осмотра ввиду малой доступности места их первоначального сна.

С ситуацией, описанной выше, сталкивались и многие другие исследователи. Постоянное появление новых особей в многократно и тщательно осматриваемых ранее пещерах отмечали в середине зимы Ансье (Anciaux, 1948) и Вершурн (Verschuren, 1949) в Бельгии, Кшановский (Krzanowski, 1959) в Польше, и многие другие авторы. Белз (Bels, 1952) при кольцевании летучих мышей в Голландии установил, что в пещерах, осмотренных в начале января, к началу марта остается не более 25—30% ранее окольцованных животных, а число новых особей достигает 50—70% от числа найденных в январе. Ниеувепховен (Nieuwenhoven, 1956) сообщает, что регулярное увеличение количества летучих мышей на местах зимовок происходит в октябре—декабре, в последующие же месяцы значительный приток новых особей вряд ли имеет место. Некоторые другие исследователи (Kolb, 1950; Hanak, Gaisler, 1959, и др.) также отмечают, что во второй половине зимы численность зимующих в пещерах рукокрылых относительно стабильна, однако в декабре, январе и даже в феврале новые зверьки еще могут прибывать на места зимовок. Особенно непостоянна численность ушанов и широкоушек — холодостойких видов, поздно начинающих и рано завершающих зимнюю спячку.

Постоянные изменения численности зимующих в пещерах летучих мышей отмечает и ряд американских исследователей (Hahn, 1908; Guthrie, 1933; Folk, 1940a; Beeg, 1955; Mumford, 1958, и др.). По их данным, животные прибывают в пещеры и исчезают из них в течение всех зимних месяцев; имеются наблюдения, что повышение наружной температуры вызывает уменьшение численности зимующей популяции, а понижение — увеличение ее. Так как активная жизнь рукокрылых зимой невозможна, обычно предполагается, что позднее поступление в пещеры новых животных связано с переменой ими места спячки.

Чтобы выяснить, когда завершается прилет летучих мышей в зимние убежища в условиях Ленинградской обл., нами были проведены многолетние наблюдения в двух небольших пещерах — Корповской и Малой Староладожской. Особенно удобной оказалась Корповская пещера, так как благодаря небольшим размерам и отсутствию труднопросматриваемых трещин в стенах оказалось возможным в каждое посещение находить всех или почти всех зимующих животных. Во избежание возможного пропуска зверьков в каждое посещение эти пещеры тщательно осматривались не менее двух раз, после чего следовал беглый контрольный осмотр. Пещеры посещались три-пять раз за сезон, все найденные животные кольцевались. Полученные сведения дали возможность точно проследить изменения в составе зимующих летучих мышей с осени до конца зимы.

За 7 лет наблюдений в Корповской пещере нами были отловлены и окольцованы 147 ушанов, 20 усатых ночниц, 24 водяные ночницы и 23 северных кожанка. Ушаны начинают заселять подземелье с середины ок-

тября, к концу второй декады этого месяца число их достигает 10—45% (в среднем около 30%) от всего количества этих животных, зимующих в пещере в данный сезон. К концу первой декады ноября в подземелье собирается от 50 до 85% всех ушанов (в среднем за 5 лет — около 70%). Затухая, прилет животных продолжается до конца ноября, к началу декабря уже 90% ушанов находится в пещере. В декабре—марте нам удавалось находить лишь единичные неокольцованные особи, причем число их, вероятно, несколько завышено и лежит в пределах ошибки метода учета (подавляющее большинство таких случаев падает на первые годы работы, когда пещера была нам недостаточно детально известна; рис. 4).

Другие виды зимуют в Корповской пещере в небольшом числе. К началу ноября не менее 80% усовых и водяных ночниц уже находится в зимнем убежище, хотя единичные неокольцованные особи встречаются до конца ноября. Северные кожанки появляются в Корповской пещере не ранее конца октября. К концу ноября уже около 80% всех зимовавших в пещере животных этого вида было обнаружено в убежище. В декабре—марте в пещере были отмечены всего четыре неокольцованные особи северных кожанок. Эти зверьки зимуют на видных местах, хорошо заметны, и потому возможность ошибки в данном случае полностью исключается.

Сходная картина наблюдалась и в Малой Староладожской пещере (табл. 3). Осенний прилет животных заканчивается здесь даже несколько раньше, чем в Корповской пещере, что может объясняться резким преобладанием в зимующей популяции старых самок (среди ночниц самцы составляли всего около 15%). Водяные ночницы появлялись в пещере в последних числах сентября, к концу первой декады октября более 80% всех животных этого вида уже находились в зимнем убежище, а к концу этого месяца поступление новых особей в пещеру практически прекращается: за 4 года наблюдений в пещере было найдено 45 водяных ночниц, из них после 1 XI появились только 4 особи (10%). У двух других видов ночниц уход на зимовку заканчивается в те же сроки. Ушаны появляются в подземелье только с середины октября, но к концу—середине ноября большинство из них уже находится в пещере.

Т а б л и ц а 3

Количество летучих мышей, найденных и окольцованных в Малой Староладожской пещере в осенне-зимние месяцы (суммарные данные за три сезона)

Сроки отлова	<i>Plecotus auritus</i>	<i>Myotis mystacinus</i>	<i>M. daubentonii</i>	<i>M. dasycneme</i>	Всего
20 IX—5 X	—	5	30	6	41
25 X—5 XI	14	—	3	1	18
1 XII—10 XII	2	1	2	—	5
1 I—15 IV	2	—	1	—	3
Всего . . . . .	18	6	36	7	67

Нет оснований считать, что сроки заселения летучими мышами Корповской и Малой Староладожской пещер сильно отличаются от таковых в больших пещерах типа Саблинских. Представленные данные показывают, что в условиях Ленинградской обл. заселение пещер всеми видами летучих мышей ограничено во времени осенними месяцами и практически заканчивается к середине—концу ноября. Начиная с декабря отмечаются лишь единичные появления новых особей, число которых не превышает 10% от общего количества зимующих в пещере животных.



## ЗИМНЯЯ АКТИВНОСТЬ ЛЕТУЧИХ МЫШЕЙ

Уже давно установлено, что зимний сон рукокрылых время от времени прерывается краткими периодами бодрствования. Явление это наблюдалось как нами, так и другими авторами в течение всех зимних месяцев, однако причины его до сих пор не ясны.

По-видимому, продолжительность перерывов в зимней спячке у летучих мышей невелика и обычно не превышает 1—2 час., о чем свидетельствуют наши наблюдения и данные Неврли (Nevrly, 1963). Приурочены ли пробуждения летучих мышей к определенному времени суток, точно не установлено. В литературе имеются указания, что во время зимней спячки у них сохраняется внутренний суточный ритм, который проявляется в виде регулярно сменяющихся друг друга периодов более и менее глубокого сна; последний соответствует состоянию активности вне периода спячки, и пробуждение животных происходит чаще всего именно в это время (Folk, 1940a, 1957, 1960). Минейкер (Menaker, 1959) установил, что у летучих мышей, содержащихся при 7.5—10.0°, наблюдаются ритмичные изменения температуры тела: в ночные часы она повышается, в дневные понижается, однако пробуждения зверьков отмечены при этом не были. По данным А. Г. Понугаевой и А. Д. Слонима (1953), находящиеся в спячке ушаны и северные кожанки обнаруживают периодические изменения уровня обмена веществ, который достигает максимума в вечерние часы и минимума — в утренние. Степень проявления всех этих ритмических изменений метаболизма зависит от температуры, при которой содержатся животные. Имеются прямые наблюдения, что зимующие в пещерах американские ушаны *Corynorhynchus rafinesque* просыпаются преимущественно ночью (Pearson a. oth., 1952).

Нам приходилось встречать проснувшихся животных в любое время суток. Не сообщает о приуроченности пробуждений летучих мышей к определенному времени суток Неврли (Nevrly, 1963), а также Ниеуенховен (Nieuwenhoven, 1956), проводившие многодневные круглосуточные наблюдения в пещере. Полностью отрицает приуроченность пробуждений зимующих животных к вечернему и ночному времени и Твенти (Twente, 1955).

Проснувшихся летучих мышей мы встречали как летающими по пещере, так и сидящими на стенах подземелья. В последнем случае они обычно «занимались туалетом» — чесались, облизывались или выкусывали паразитов. Нередко и почти во все зимние месяцы мы наблюдали спаривавшихся в пещере животных. По наблюдениям ряда авторов, летучие мыши во время перерывов в спячке могут пить (Folk, 1940a; Hesketh, 1951; Twente, 1955; Nieuwenhoven, 1956; Muir a. Polder, 1960, и др.). Возможность питания проснувшихся животных зимующими на стенах пещер насекомых мы считаем малореальной, так как желудки вскрытых в зимнее и даже весеннее время летучих мышей неизменно оказывались пустыми.

Неоднократно мы наблюдали в зимние месяцы подлеты проснувшихся летучих мышей к самому выходу из пещеры. Животные обычно делали здесь несколько кругов и вновь исчезали в глубине подземелья; можно предполагать, что во время оттепелей отдельные зверьки способны вылететь наружу. Изредка в группе Саблинских пещер окольцованные в одном подземелье животные обнаруживались в другом, куда они перемещались после кольцевания. Несколько раз среди зимы мы отмечали появление в пещерах отдельных животных (чаще всего северных кожанок), ранее там явно не зимовавших. Однако такие случаи наблюдались редко: зимние перемещения летучих мышей из убежища в убежище в условиях Ленинградской обл. почти не имеют места.

Перемена проснувшимися животными места сна в пределах данной пещеры — обычное явление, которое и служит главным показателем их постоянных пробуждений. Регулярно в течение всей зимы летучие мыши появляются в тех частях подземелья, где их раньше не было, и исчезают из тех мест, где они еще недавно спали; особенно широко перемещения происходят, видимо, осенью и весной.

Все методы количественного изучения зимней активности летучих мышей, в том числе изложенные ниже, основаны на учете их перемещений в зимних убежищах.

### Методика наблюдений

Исследование зимней активности летучих мышей в естественной обстановке связано с большими методическими трудностями. Своеобразие зимней спячки рукокрылых заключается в сохранении большой чувствительности к внешним раздражениям и легкости перехода от состояния оцепенения к активности и обратно. Нередко достаточно слабого прикосновения, яркого света, шума или других часто неуловимых для наблюдателя причин, чтобы зимующий зверек начал просыпаться. За весьма короткое время (15—40 мин.) температура его тела, примерно равная во время сна температуре окружающей среды, может подняться на 20—30°, и, придя в состояние полной активности, животное улетает. Естественно, что в этих условиях уже само появление наблюдателя (а тем более посторонних лиц) создает возможность нарушения естественного хода спячки животных.

Наши первые попытки учесть естественную зимнюю активность летучих мышей не дали желаемого результата главным образом по причине частого посещения пещеры посторонними лицами. В связи с этим осенью 1959 г. главный вход в Большую Саблинскую пещеру был полностью перекрыт и приток посетителей в нее прекратился. Одновременно стабилизировались микроклиматические условия в значительной части пещеры, ранее сильно охлаждавшейся сквозняками. После каждого посещения пещеры песок близ оставшегося открытым входа тщательно разравнивался, так что по следам на этой «контрольной полосе» мы знали о всех случаях проникновения в подземелье людей или животных и могли вносить соответствующие поправки в результаты наблюдений.

Наша методика наблюдений за летучими мышами, видимо, близка к применявшейся Нieuwenhoven (Nieuwenhoven, 1956). Был составлен схематический план пещеры, на который наносилось местоположение каждого пойманного зверька. Одновременно контур спящего животного возможно точно (полностью или частично) обводился на стене краской, а рядом во избежание путаницы писалась дата находки (рис. 5). Чтобы не разбудить животных, при всех операциях соблюдалась крайняя осторожность. Несмотря на это, некоторые летучие мыши иногда просыпались, поэтому перед концом работы мы обязательно совершали второй, контрольный обход (уже не приближаясь к животным) и снимали с учета всех проснувшихся зверьков. Наблюдения проводились через каждые 7 суток, в отдельных случаях — через 8 или 6 суток. Все изменения в размещении животных, происшедшие со времени предыдущих обходов, отмечались на плане.

За показатель активности нами принимались перемещения ранее помеченных летучих мышей. Перемещением мы считали любое передвижение животного относительно первоначального места сна, обведенного на стене контуром. Поэтому в равной мере считались переместившимися особи, сдвинувшаяся от метки на несколько сантиметров, и особи, перелетевшая в другой конец пещеры. Незначительные перемещения учитываются гораздо труднее, особенно если животное прячется в глубокой трещине или зверьки спят по нескольку штук вместе. Поэтому во избежание ошибок мы учитывали

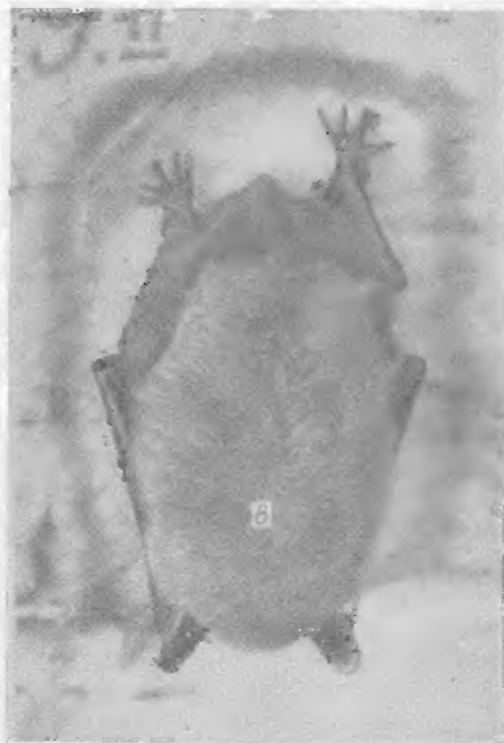


Рис. 5. Мечепая водяная ночница, контур которой обведен на стене пещеры.

перемещения только одиночных зверьков, а все вызывающие сомнения случаи отбрасывались. В связи с этим общее число найденных в пещере летучих мышей всегда оказывалось больше числа находившихся под наблюдением.

Критически оценивая возможности применявшейся методики, следует отметить, что регистрируемые перемещения летучих мышей по трем основным причинам могли не полностью отражать действительную частоту их пробуждений из зимней спячки: 1) пробуждение могло не сопровождаться перемещением; 2) проснувшееся и улетевшее животное могло вернуться точно на то же место, где находилось раньше; 3) за промежуток времени между наблюдениями животное могло проснуться и переместиться несколько раз.

За несколько лет работы в пещерах мы только три-четыре раза отмечали проснувшихся зверьков, которые не меняли бы места спячки, и один-два раза — возвращение переместившихся летучих мышей точно на старое место в пределах сделанной на стене отметки; только один раз подобный случай отмечен Ниеувенховеном (Nieuwenhoven, 1956). На основании всего этого мы считаем, что, хотя такие случаи могли иметь место, они происходили достаточно редко. Однако Неврли (Nevtly, 1963) и Дэвис (Davis, 1964) склонны считать возвращение летучих мышей на старое место после перерыва в спячке, а также пробуждение, не сопровождающееся перемещением, довольно обычным явлением.

Возможность многократных перемещений животных в период между наблюдениями специально проверялась нами в феврале—марте 1963 г. Осмотр пещеры производился через каждые 4 дня; сравнение числа переместившихся ушанов за 8 дней при однократном осмотре и при двукратном осмотре показало, что в последнем случае число зарегистрированных перемещений оказалось в среднем на 20% больше. Однако активность ушанов в этот год была необычно высока, и столь большие расхождения вряд ли могли быть нормой для зимы 1959/60 г., когда проведены основные наблюдения.

Из всего сказанного следует, что частота перемещений летучих мышей, выявленная с помощью описанной выше методики, несколько ниже действительной частоты их пробуждений. С этой оговоркой мы условно рассматриваем промежуток времени между двумя перемещениями животных как время их непрерывного сна. Так как неизвестно, когда в пределах недельного интервала между наблюдениями животное переместилось в данное место (или покинуло его), все летучие мыши, отмеченные только один раз, считались проспавшими без перерыва одну неделю, отмеченные два раза на том же месте — 2 недели, три раза — 3 недели и т. д.

### Индивидуальные и видовые особенности зимней активности рукокрылых

Индивидуальное мечение летучих мышей проводилось нами с помощью бумажных номеров, которые приклеивались им на спину (рис. 5). В большинстве случаев такие номера хорошо сохранялись и были очень удобны, так как позволяли опознавать меченых животных издали, без риска их беспокоить.

Тем не менее меченые животные часто исчезали, либо их далеко не всегда удавалось обнаружить в обширной пещере. Поэтому мы предприняли попытку содержать зверьков в специально отгороженных участках подземелья площадью 30—50 м<sup>2</sup>, что должно было обеспечить их постоянный состав и численность, а также полностью гарантировать от вторжения посторонних лиц. Этот метод, как и аналогичная попытка Ниеувенховена (Nieuwenhoven, 1956), мало оправдал себя. По-видимому, полная изоляция неуловимо меняла режим спячки летучих мышей (во всяком случае ушанов), так как часть из них погибала. Кроме того, летучие мыши обычно не использовали всей предоставленной им площади, а концентрировались в определенных местах, нередко собираясь в небольшие группы. Это очень затрудняло наблюдения за отдельными особями и, вероятно, усугубляло вызванное теснотой взаимовлияние животных.

Несмотря на указанные методические недостатки, эти наблюдения показали, что у летучих мышей имеются большие индивидуальные различия в частоте пробуждений, а у отдельных особей перерывы в спячке могут следовать через разные промежутки времени (табл. 4). С этим выводом полностью совпадают результаты многочисленных наблюдений за мечеными летучими мышами в основной части пещеры, в условиях свободного выбора ими места и условий зимовки. Имелись особи, которые регулярно

просыпались каждую неделю (а в некоторых случаях, вероятно, и чаще), другие же спокойно продолжали спать без перерыва в течение очень длительного времени. «Рекордсменами» по продолжительности непрерывного сна следует считать двух ночниц Наттерера, одна из которых без признаков пробуждения наблюдалась в течение 5,5 мес. (3 II—15 VII), другая — свыше 3 мес. (4 II—5 V). У других видов летучих мышей максимальная зарегистрированная продолжительность непрерывного сна отдельных особей достигала 10 недель.

О возможности чрезвычайно длительной — порядка нескольких месяцев — непрерывной спячки отдельных особей летучих мышей сообщают и другие исследователи (Folk, 1940a; Nieuwenhoven, 1956; Gaisler a. Nevrlly, 1961; Nevrlly, 1963). Однако такие случаи (как и случаи слишком частого пробуждения животных) следует скорее рассматривать как исключения. Периоды непрерывного сна летучих мышей в большинстве случаев не превышают нескольких недель, причем средняя частота пробуждений определяется не только индивидуальными, но также видовыми особенностями животных и условиями зимовки.

Повышенная активность в зимнее время может быть, по-видимому, показателем неблагополучия в протекании спячки. Ушаны, которые погибали в изолированных участках пещеры, в предшествующие гибели недели (табл. 4) особенно часто просыпались и перемещались, причем нередко мы находили их в самых холодных уголках отгороженных участков пещеры, в том числе на полу, в раме двери, ведущей наружу, которая угадывалась, вероятно, благодаря неощутимо слабому току свежего воздуха. Все погибшие зверьки оказывались очень истощенными.

Повышенная активность летучих мышей перед гибелью отмечалась не только в изолированных частях пещеры.

Интересны наблюдения за ушаном, меченым № 26, который с 28 I по 26 II 1960 г. спал, не пробуждаясь, в одном из тупиков подземелья, но 4 III был обнаружен у самого выхода из пещеры, в зоне проникновения дневного света. 12 III зверек здесь найден не был, но 18 III вновь появился у входа вместе с двумя другими ушанами. При следующем посещении пещеры 26 III выяснилось, что все три зверька мертвы, хотя и продолжают держаться на старых местах, прицепившись когтями задних конечностей к потолку пещеры.

Наблюдения за мечеными особями показали также, что наряду с имеющими место широкими перемещениями очень многие животные были склонны придерживаться раз выбранного для зимовки участка пещеры, а иногда даже определенного участка стены коридора или тупика. Перемещения животных, даже при частых пробуждениях из спячки, не превышали в этих случаях нескольких метров, а часто и нескольких сантиметров. Явление это особенно характерно для второй половины зимы, когда размещение животных в пещере стабилизируется.

Приведем несколько примеров.

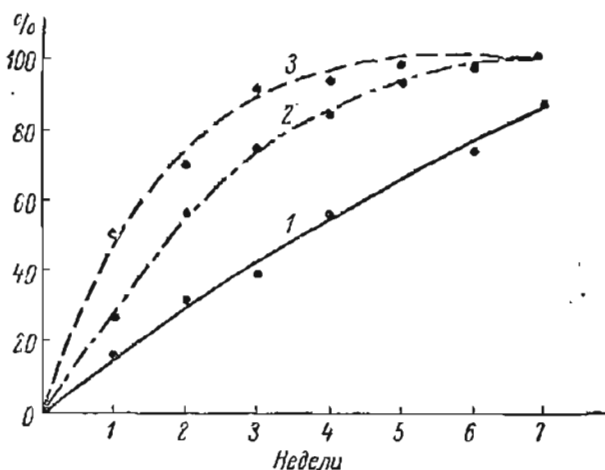


Рис. 6. Ход пробуждения летучих мышей (в % к общему числу животных, находившихся под наблюдением) в январе—марте 1960 и 1963 гг.

1 — *Myotis mystacinus* и *M. nattereri* в 1960 г.; 2 — *Plecotus auritus* в 1960 г.; 3 — *P. auritus* в 1963 г.

Результаты наблюдений за частотой пробуждения отдельных особей

Вид	Пол	Исходный вес, г	Ноябрь				Декабрь					Январь
			5	12	19	26	3	10	17	24	31	28

1959—

<i>Plecotus auritus</i>	♂	7.9	+	+	+	—	+	—	—	+	Наблюдения не проводи- лись	
	♂	8.2	+	+	—	—	—	—	—	—		
	♂	9.2	+	+	—	+	—	—	—	—		
	♂	9.0	+	+	—	—						
	♂	8.3	—	—	—	+	—	+	—	+		
	♂	8.4	—	—	—	—	—	—	—	+		
	♂	8.0	—	—	+	—	+	—	—	—		
	♂	7.8	—	—	+	—	—	+	—	+		
	♀	9.6	+	—	—	—	—	+	+	—		
	♀	9.9			—	—	+	+	—	+		
	♀	10.9	Нет четких данных									
	♀	9.4	—	—	—	—	—	+	+	—		
	♀	8.8	+	+	—	+	+	—	+	—		
<i>Myotis nattereri</i>	♂	10.9	—	—	+	—	+	—	—	—		
	♂	10.2	—	+	+	—	—	—	—	—		
	♂	10.1	+	+	—	—	—	—	—	—		
<i>M. dasycneme</i>	♂	16.2	+	+	—	—	+	—	—	—		
<i>M. mystacinus</i>	♂	7.4			+	—	—	—	+	—		
	♂	7.1	+	?	?	—	+	+	—	—		

1958—

<i>Myotis mystacinus</i>	♀	8.0	}		Наблюдения не проводились								
	♂	6.6											
	♂	6.6											
	♂	7.8											
	♂	8.7											
<i>Plecotus auritus</i>	♂	8.5	}										
	♀	7.0											
	♀	9.3											

Примечание. + животное перемещалось за истекшую неделю; — животное не перемещалось за истекшую неделю; ++ животное перемещалось за истекшую неделю и проснулось во время прослушивания части пещеры.

Ушан № 16, впервые отмеченный 19 XI 1959, не перемещался вплоть до 31 XII (около 6 недель); после 4-недельного перерыва в наблюдениях, 28 I 1960, он был найден в соседнем участке пещеры. К 11 II зверек переместился на несколько десятков метров и на новом месте опять спал, не просыпаясь, около 6 недель, окончательно исчезнув только к 2 IV.

Ушан № 25, впервые отмеченный 4 II 1960, держался в одном участке коридора вплоть до начала апреля. За это время он дважды просыпался, но не перемещался далее чем на 1 м от первоначально выбранного места; пробуждения следовали дважды через 3 недели, один раз — через 2 недели. Другой ушан, попавший под наблюдение также 4 II 1960, до начала апреля перемещался не менее четырех раз, передвигаясь при этом всего на несколько сантиметров от места, где был первоначально найден; пробуждения дважды следовали через неделю, дважды — через 2 недели. На ограниченном участке стены ушан № 7, находившийся под наблюдением с 28 I по 18 IV 1960, перемещался три раза, с периодами непрерывного сна в 3, 6 и 2 недели. Другой экземпляр, смещаясь каждый раз всего на несколько сантиметров, просыпался между 28 I—2 IV три раза с промежутками в 5, 1 и 3 недели. Между 11 I—19 III 1962 почница Наттерера перемещалась четыре раза с интервалами времени между пробужде-

Таблица 4

## летучих мышей в изолированных участках Саблинской пещеры

Февраль				Март				Апрель				Май			
4	11	19	26	4	12	18	26	2	10	17	24	1	8	15	26

1960

—	—	—	+	—	—	—	+	+	П	+	+	И			
—	+	—	+	—	—	+	—	—	+/+	+	+				
+	—	—	+	+	+	+	+	+	И						
—	+	+	+	—	+	—	+	—/+	—/+	П					
—/+	—	—	+	+/+	+	П									
—	—	+	—	—	+	—	—	—	?	П					
—/+	—/+	+	—	—	—	+	—	—	+	И					
—	—	+	+	—	—	+	—	—	—	И					
—	—	+	+	+	+	+/+	+	П							
—	+	—	—	+	+	+	—	+/+	—/+	+	+	П			
—	—	—	—	+	—	—	—	—	+/+	+	+	+	+	+	И
—/+	—/+	+	—	—	—	+	—	+	—	+	П				
+	—/+	+	П												
—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	+	+	—	+	И
—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	И			
—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	И			
—	+	—	—	—	—	+/+	+	—	—	—	—	—	+	—	И
—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	?	?	?	?
—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	?	+	И

1959

	—	+	+	—	—	+	—	—	—	?		—	И		
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+		—	+	И	
	+	+	—	—	+	—	—	—	+	+		—	И		
	+	—	—	+	+	+	+	П	+	И					
	+	+	—	—	+	+	+	?	+						
	+	+	+	+	П					И					
	+	—	—	—	—	+	—	—	—	И					

дилось за истекшую неделю; —/+ животное не перемещалось за истекшую неделю, но проснулось; ? осталось неясным, проснулось ли животное; П животное погибло; И исчезло из от-

нениями в 1, 3, 1 и 3 недели; перемещения этого животного не превышали 10—20 см от первоначального места сна.

Число подобных примеров можно было бы значительно увеличить в отношении всех 6 зимующих видов.

Неоднократно мы отмечали и возвращение летучих мышей на то место, где они пахотились ранее, после длительного отсутствия.

Так, ушан № 29, не перемещаясь, спал в небольшой нише стены 6 недель. К 18 III 1960 он исчез, но 2 IV был вновь обнаружен в той же нише, где держался вплоть до вылета из пещеры. Зимой 1954/55 г. прудовая ночница с 6 XI по 1 XII спала под потолком небольшого зала, близ входа в пещеру; 8 XII ее там не оказалось, но 23 XII она была вновь найдена на прежнем месте; к 15 I зверек вновь улетел, но 3 II опять обнаружен почти там же, где держался ранее.

Создается впечатление, что у усатых ночниц, среди которых групповая зимовка встречалась чаще, чем у других видов, зимующие в группах особи

менее охотно меняли место спячки, чем одиночные. При этом часть или все составляющие группу животные могли нередко просыпаться и менять взаиморасположение, но редко обнаруживали желание покинуть своих соседей. Однако весенний разлет особей, составляющих такие группы, происходит обычно неодновременно.

Зимой 1959/60 г. две пары спящих усатых ночниц, к каждой из которых позднее присоединилось еще по одной особи, не меняли места спячки в одном случае около 5 мес., в другом — около 2.5 мес. Зимой 1962/63 г. пара зверьков, постоянно меняя положение друг относительно друга, держалась на одном месте более 4 мес. В других известных нам случаях спящие попарно усатые ночницы держались вместе, не меняя места, по 5—6 недель (один раз — 3 недели), т. е. значительно дольше средней нормы одиночных зверьков.

У ночниц Наттерера, иногда также зимующих по две-три особи, подобной приверженности к «компаниям» не наблюдалось.

Зимой 1959/60 и 1962/63 гг. мы почти отказались от индивидуального мечения летучих мышей. Под наблюдение брались все обнаруженные в пещере зверьки, однако различать отдельные особи в большинстве случаев удавалось только до тех пор, пока они оставались на одном месте: как только животное перемещалось, исчезала возможность отличать его от других летучих мышей того же вида. Этот недостаток компенсировался большим количеством наблюдений, на основании которых путем выведения средних величин мы стремились выявить видовые различия в активности, а также закономерности ее изменения.

Зимой 1959/60 г., когда были сделаны основные наблюдения, работа проводилась с начала ноября до конца мая с четырехнедельным перерывом в январе. Первоначально наблюдениями охватывалась только часть пещеры, но к концу зимы осматривались уже почти все заселенные рукокрылыми места.

Полученные данные сведены в табл. 5—7. Их основу составляют горизонтальные ряды, в которых показано постепенное уменьшение числа особей, продолжающих спать, не перемещаясь, с момента наблюдения. Первая цифра каждого горизонтального ряда цифр обозначает число «новых», впервые найденных в данном месте и взятых под наблюдение летучих мышей в каждое очередное посещение пещеры. В их число входили не только бывшие ранее под наблюдением и переместившиеся на новое место особи, но также животные, перелетевшие из других частей пещер, не замеченные при предыдущих обходах или найденные на не осматриваемых ранее участках подземелья. Поэтому прямой связи между числом переместившихся за неделю животных и числом вновь найденных могло и не быть.

Суммарная обработка этих данных позволила вычислить среднюю продолжительность непрерывного сна у разных видов (табл. 8) и графически показать ход пробуждения животных в зависимости от времени. Подсчет общего числа летучих мышей, находившихся под наблюдением в каждое очередное посещение пещеры (в), и числа животных, переместившихся за время между каждым предыдущим и последующим днями наблюдений (г), дал возможность выяснить процент еженедельно перемещавшихся особей. На основании этих цифр построены графики изменения активности животных (рис. 7—8).

Как видно из представленных в табл. 1—7 данных, наиболее активными из зимующих видов оказались ушаны: зимой 1959/60 г. в среднем за весь период зимних наблюдений (ноябрь—март) еженедельно перемещалось от 10 до 50, в среднем 30% зимующих особей. В феврале—марте 1960 г. из одновременно попавших под наблюдение ушанов через 2 недели в среднем переместилось 55% особей, через 3 недели — уже около 75, а через 5 —



Материалы по зимней активности ушанов (*Plecotus auritus*) по наблюдениям в Большой Кабинской пещере зимой 1959/60 г.

	Ноябрь			Декабрь					Январь	Февраль					Март					Апрель				Май		
	5	12	19	26	3	10	17	24	31	1-27	28	4	11	19	26	4	12	18	26	2	10	18	24	1		
а	17	5	3	1	—	—	—	—	—	Наблюдения не проводились	45	40	24	9	8	2	1	1	—	—	—	—	—	—		
	17	14	10	—	—	—	—	—	—		15	11	5	5	3	2	2	2	1	1	1	1	—	—	—	
		7	5	1	1	1	1	1	1		22	13	9	9	7	5	2	2	1	1	1	—	—	—	—	
				9	3	3	2	1	—		20	20	15	7	3	1	1	1	1	—	—	—	—	—	—	
					16	10	6	4	2		13	13	11	8	4	2	1	1	1	1	1	1	1	—	—	
						17	11	9	6		21	19	13	8	4	6	4	8	15	11	2	4	3	1	—	
							16	14	12									13	10	9	5	2	2	1	—	
								5	4		13										4	1	1	—	—	
																					14	7	7	2	—	—
																							8	2	—	—
б	17	22	24	25	20	31	36	34	38		45	55	57	47	50	51	51	46	42	32	24	14	14	1	—	
в	12	5	8	20	6	11	7	9			5	20	30	10	20	19	19	13	25	17	18	14	—	—		
г	71	23	33	80	30	35	19	26			11	36	53	21	40	37	37	28	60	53	75	100	—	—		

Примечание. а — горизонтальные рунки пещер — уменьшение числа просыпавшихся особей, одновременно погавших под наблюдением; б — общее число живых особей, отсчитанных в дни наблюдений; в — число особей, переместившихся за период между наблюдениями; г — отношение числа переместившихся особей к общему числу находившихся под наблюдением животных, %.



Таблица 6

Материалы по зимней активности устьих ночниц (*Myotis mystacinus*) и ночниц Наттерера (*Myotis nattereri*) по наблюдениям в Большой Саблинской пещере зимой 1959/60 г.

Ноябрь			Декабрь				Январь		Февраль				Март				Апрель				Май				
12	19	26	3	10	17	24	31	1—27	28	4	11	19	26	4	12	18	26	2	10	18	24	1	8	15	26

<i>Myotis mystacinus</i>																								
а	1	1	1	1	1	1	1	1	4	3	3	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
б	1	2	8	7	10	10	9	11	4	6	8	11	10	9	6	8	8	9	9	9	9	5	4	3
в	6	6	2	3	3	1			1	—	1	2	1	3	1	2	3	1	3	2	4	1	2	3
Наблюдения не проводились																								

<i>Myotis nattereri</i>																								
а	2	1	1	1	2	1	1	1	9	6	4	3	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
б	—	2	5	7	7	9	16		9	11	14	15	16	18	15	13	15	15	15	15	15	5	4	1
в	1	1	2	2	1				3	2	5	3	3	3	3	1	3	2	2	2	2	2	1	1
Наблюдения не проводились																								

Примечание. Значение горизонтальных рядов цифр (а-в) см. в примечании к табл. 5.

Материалы по зимней активности ушанов (*Plecotus auritus*) по наблюдениям в Большой Саблинской пещере зимой 1962/63 г.

А

Ис- кады	Январь				Февраль				Март				Апрель				Май	
	28	4	11	18	26	2	9	16	23	2	11	19	27	4	12	20		27
а	9	7	6	4	2	1	1	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—
		8	3	1	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
			10	3	2	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
				10	5	4	4	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	
					10	8	5	4	3	4	2	6	16	—	—	—	—	
												17	20	—	—	—	—	
													22	—	—	—	—	
													18	—	—	—	—	
													13	—	—	—	—	
														1	—	—	—	
б	9	15	19	18	20	17	17	16	23	24	25	30	33	32	19	1	2	
в, %	22	40	58	44	55	29	44	31	65	66	60	63	58	80	100	—	—	

Примечание. А — наблюдения проводились через каждые 7—8 суток, Б — через каждые 4 суток. Значение горизонтальных рядов цифр (а—в) см. в приложении к табл. 5.

Б

	Февраль		Март						
	23	27	2	7	11	15	19	23	27
а	23	11	8	3	2	2	1	—	—
		11	6	3	3	1	1	1	1
			9	5	2	2	1	2	—
б									
в	23	22	23	22	25	23	29	30	18
з, %	52	36	52	36	36	43	41	40	—

более 90% животных (рис. 6). Средняя продолжительность непрерывного сна у ушанов за этот период примерно составляла 3 недели (табл. 8).

Т а б л и ц а 8.

Продолжительность непрерывного сна летучих мышей в Саблянской пещере по наблюдениям в феврале—марте 1960 и 1963 гг.

Вид	Продолжительность непрерывного сна, в неделях											Средняя продолжительность непрерывного сна (недели)
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	более 10	
1960 г.												
<i>Plecotus auritus</i>	37	46	36	11	13	7	4	2	—	1	—	2.9
<i>Myotis nattereri</i>	10	7	4	10	3	—	3	1	2	—	2	3.9
<i>M. mystacinus</i>	5	1	3	2	3	4	—	1	—	1	—	4.0
<i>M. daubentoni</i>	4	1	4	—	—	—	1	—	—	—	—	2.5
<i>Eptesicus nilssoni</i>	5	2	2	1	1	—	—	—	—	—	—	2.0
1963 г.												
<i>Plecotus auritus</i>	49	16	16	4	4	3	—	—	1	—	—	2.1
<i>Myotis nattereri</i>	10	3	3	1	1	1	—	—	—	—	1	2.6
<i>M. mystacinus</i>	8	3	3	—	—	—	1	—	1	1	—	2.9
<i>M. daubentoni</i>	2	3	4	1	1	—	—	—	—	—	—	2.6

Показатели активности усатых ночниц и ночниц Наттерера (табл. 6) оказались очень близкими, но заметно отличались от таковых у ушанов: за неделю в среднем перемещалось от 10 до 35%, в среднем — 20% находившихся под наблюдением зверьков. В феврале—марте 1960 г. из одновременно попавших под наблюдение усатых ночниц и ночниц Наттерера через 2 недели перемещалось в среднем всего около 30% особей, через 3 недели — около 40, через пять недель — около 65% (рис. 6). Средняя продолжительность непрерывного сна у этих видов ночниц за период январь—март 1960 г. составляла примерно 4 недели (табл. 8). Более высокая активность ушанов по сравнению с ночницами заметна и из наблюдений за отдельными особями летучих мышей в отгороженных участках пещеры (табл. 4).

Зимой 1962/63 г., работая по той же программе, мы столкнулись с иной активностью летучих мышей. Частота пробуждения ушанов оказалась значительно выше: средняя продолжительность непрерывного сна зверьков в январе—феврале была примерно равна всего 2 неделям (табл. 8), число еженедельно перемещавшихся особей в среднем за весь период наблюдений составляло около 50% всех находившихся под наблюдением животных (рис. 6), что существенно отличается от аналогичных цифр, полученных зимой 1959/60 г. Особенно возросла активность ушанов с конца февраля, когда число переместившихся за неделю особей составляло не менее 58—60%. Проведение наблюдений через каждые четверо суток (а не через семь-восемь как обычно) показало, что в действительности частота пробуждений животных даже выше указанной, так как многие из них перемещались чаще, чем раз в неделю (табл. 7).

Зимой 1962/63 г. усатые ночницы и ночницы Наттерера также просыпались значительно чаще, чем зимой 1959/60 г., однако число ночниц в пещере было слишком мало для получения убедительных цифр, характеризующих их активность. Ушаны также зимовали в значительно меньшем

количестве, чем в предыдущие годы, что неизбежно должно было сказаться на точности полученных данных.

Причины разной активности летучих мышей зимой 1959/60 и 1962/63 гг. нам не ясны. В ноябре—декабре 1954 г., когда под наблюдением в пещере находилось до 40 ушанов одновременно, в среднем за неделю перемещалось около 33% зверьков, т. е. активность ушанов была примерно такой же, как зимой 1959/60 г.

До сих пор мы касались только трех наиболее многочисленных видов летучих мышей, зимующих в Саблинской пещере. В годы наблюдений водяных ночниц обычно встречалось не более трех-пяти за одну экскурсию. По имеющимся данным, среднее время непрерывного сна у животных этого вида как в феврале—марте 1960, так и в январе—марте 1963 г. равнялось примерно 2.5 неделям, а максимальная зарегистрированная продолжительность непрерывного сна была равна 7 неделям (табл. 8). Создается впечатление, что зимняя активность водяных ночниц несколько выше, чем усовых ночниц и ночниц Наттерера.

Северные кожанки были еще малочисленнее, чем водяные ночницы. Они держались в наиболее холодной части подземелья и просыпались несколько чаще других видов летучих мышей. Зимой 1959/60 г., когда под наблюдением находилось не более трех-четырех особей одновременно, средняя продолжительность их непрерывного сна в феврале—марте была равна примерно 2 неделям, а максимальная продолжительность непрерывного сна — 5 неделям.

Зимой 1962/63 г. в пещере зимовал только один северный кожанок (♀), находившийся под наблюдением с 23 II по 12 IV. За единственным исключением, когда он проспал без перерыва около 2 недель, перемещения отмечались в каждое посещение пещеры. Всего за указанный срок кожанок просыпался не менее шести раз (один раз, возможно, был разбужен нами). Все это время он держался в одном участке пещеры, дважды перемещаясь в соседние тупики, в остальных же случаях лишь незначительно сменяясь от предыдущего места сна. Зимой 1954/55 г. одиночный зверек, забившийся в небольшое углубление стены, спал, не перемещаясь, с 25 XI по 2 II, т. е. почти 10 недель.

Исследуя зимнюю активность летучих мышей, Гайслер и Неврли (Gaisler и Nevrlly, 1961) пришли к выводу, что индивидуальные различия в поведении животных столь велики, что перекрывают различия видовые и делают невозможным выведение каких-либо средних показателей. Согласиться с этим, однако, трудно. По нашим данным, несмотря на большие различия в частоте пробуждения у разных и одних и тех же особей, при обработке достаточно большого материала видовые различия в уровне активности проявляются достаточно четко. К сожалению, данные Неврли (Nevrlly, 1963) почти невозможно сравнить с нашими из-за нерегулярного посещения им пещеры. Тем не менее самый грубый подсчет его данных (среднее число неспровоцированных пробуждений в расчете на одну особь) показывает, что в ноябре—марте ушаны просыпались и перемещались по крайней мере на 30% чаще, чем зимовавшие рядом большие, усовые и водяные ночницы.

Данные Ниеувенховена (Nieuwenhoven, 1956) также свидетельствуют о наличии видовых различий в частоте пробуждений у зимующих животных. К сожалению, эти данные трудно сопоставить с нашими ввиду небольшого количества находившихся под его наблюдением зверьков и различий в интервалах времени между посещениями пещеры. По материалам, представленным в его работе и обработанным нами, в январе—апреле 1956 г. средняя продолжительность непрерывного сна у малых подковоносов (*Rhinolophus hipposideros*) равнялась приблизительно 3 неделям, а у трехцветных ночниц (*Myotis emarginatus*) в среднем 10 неделям, т. е. была в три раза больше. Как и по нашим данным, средняя продолжительность непре-

рывного сна у ночниц Наттерера (25 наблюдений) и усатых ночниц (9 наблюдений) оказалась примерно равной (около 3 недель) и почти на треть превышала среднюю продолжительность непрерывного сна у водяных ночниц (около 2 недель, 27 наблюдений).

**Возможные причины,  
вызывающие пробуждение летучих мышей из спячки,  
и биологическое значение этого явления**

Причины и физиологический механизм пробуждения летучих мышей еще далеко не ясны и определяются, видимо, как внутренними факторами, связанными с самой жизнедеятельностью организма животных, так и внешними воздействиями.

Чаще всего высказывается предположение, что главной и непосредственной причиной пробуждения животных следует считать наполнение мочевого пузыря и необходимость вывести продукты обмена из организма. Не исключена возможность, что истощание энергетических ресурсов и начало голодания также заставляют летучих мышей просыпаться. Именно так объясняет Хан (Hahn, 1908) повышенную активность животных во вторую половину зимы. Повышенную активность ушанов перед гибелью наблюдали и мы. Возможной причиной пробуждений некоторые авторы считают жажду (Hesketh, 1951). Следует, однако, отметить, что потребность зимующих животных в воде далеко не всегда может быть удовлетворена. Удачные опыты содержания спящих летучих мышей в условиях высокой относительной влажности, но без питьевой воды также не подтверждают обязательной необходимости пополнения ее запасов в организме для благополучного завершения спячки.

Условия зимовки, в особенности температура убежища, должны оказывать существенное влияние на частоту пробуждений от спячки. В данном случае мы имеем в виду не кратковременные колебания температуры, а ее длительное воздействие, связанное с различиями в условиях обитания. Исследования многих авторов показали, что вне периода активности интенсивность обмена веществ всецело определяется температурой тела спящего животного, которая в свою очередь примерно равна температуре окружающей среды (Burbank a. Young, 1934; Eisentraut, 1934; Kayser, 1940, 1961; Hock, 1951; Reeder a. Cowles, 1951; Mahaley, 1954; Hanus, 1959, и др.). Именно разными уровнями обмена веществ, вызванными неоднородностью температуры убежища, Твенти (Twente, 1955) пытается объяснить различия в частоте пробуждений среди зимующих в пещерах летучих мышей. Он полагает, что даже в оптимальных условиях зимовки наблюдавшиеся им ночницы просыпались по меньшей мере раз в месяц из-за наполнения мочевого пузыря. В условиях более высокой температуры интенсивность обмена веществ возрастает, возрастает скорость накопления мочи и в связи с этим — частота пробуждений от сна. Так как общая тенденция зимоспящих животных состоит в поддержании обмена веществ на минимальном уровне, повышенная частота пробуждений должна рассматриваться как показатель неблагополучия в протекании зимнего сна, а перемещения проснувшихся животных — как поиски более благоприятных условий, обеспечивающих меньший расход энергии.

Попытка проверить зависимость частоты пробуждений летучих мышей от температурных условий была предпринята нами в Саблинской пещере. Воспользовавшись небольшими, но устойчивыми различиями микроклимата в разных частях подземелья, мы сравнили среднюю продолжительность непрерывного сна ушанов, державшихся при температуре 3.5—4.5 и при температуре 5.0—5.5°. Во второй половине зимы 1959/60 г. средняя продолжительность сна у животных первой группы была равна

$2.9 \pm 0.2$  недели ( $n=51$ ), у второй группы —  $2.2 \pm 0.2$  недели ( $n=42$ ). Разница между средними оказалась небольшой, но достоверной при доверительном уровне 0.95. Зимой 1962/63 г. эти различия подтвердить не удалось: средняя продолжительность непрерывного сна ушанов в холодных частях пещеры (1.8 недели) почти равна таковой в более теплых (1.9 недели). Число исходных наблюдений, однако, в последнем случае было очень невелико.

По Твенти (Twente, 1955), даже незначительные различия в температуре обитания определяют заметные различия и в другом показателе, характеризующем глубину зимнего сна летучих мышей, — его чуткости, т. е. степени чувствительности к внешним раздражителям.

Наши наблюдения также показывают, что в условиях более высокой температуры убежища сон у летучих мышей обычно более чуткий. Большинство зверьков, зимующих в пещерах при температуре свыше  $6-7^{\circ}$ , спит так чутко, что, не потревожив, их почти невозможно рассмотреть вблизи, даже приняв все меры предосторожности. Осенью и в начале зимы сон летучих мышей заметно более чуток.

Пытаясь объяснить разную чуткость сна летучих мышей, зимующих при одной температуре, Твенти допускает, что накопление мочи в мочевом пузыре, возбуждая нервные центры животного, повышает его общую чувствительность к внешним воздействиям. Следовательно, чуткость сна постепенно повышается от начала к концу в пределах каждого отрезка непрерывного сна животного и должна рассматриваться как непостоянное, меняющееся в зависимости от фазы сна свойство организма. Значительно труднее объяснить различия в частоте пробуждений зимующих в одинаковых температурных условиях особей. Чем определяются столь резкие различия в поведении животных, неизвестно. Неясно также, насколько взаимозависимы чуткость сна и частота пробуждений животных. Создается впечатление, что оба эти свойства определяются одними причинами и с разных сторон характеризуют глубину сна летучих мышей.

Как видно из табл. 5—7 и кривых активности летучих мышей (рис. 7—8), частота пробуждений животных в течение зимней спячки не оставалась постоянной. Полученные нами данные об изменении активности летучих мышей в зависимости от фазы спячки противоречивы. Зимой 1959/60 г. частота перемещений ушанов и двух видов ночниц в ноябре—декабре в среднем была примерно равна таковой во вторую половину зимы или незначительно уступала последней. Резкий и устойчивый подъем активности, который у ушанов начался с последних чисел марта, а у ночниц — с середины апреля, относится уже к весенним явлениям и подробно будет рассматриваться ниже. Зимой 1962/63 г. частота пробуждений ушанов устойчиво повысилась уже с середины февраля и не снижалась вплоть до их весеннего вылета из пещеры, когда последовал новый подъем активности.

Основываясь на данных зимы 1959/60 г., мы условно можем принять, что с ноября до середины марта средний уровень активности у всех видов оставался примерно постоянным. На этом почти неизменном среднем уровне процент переместившихся летучих мышей сильно менялся от недели к неделе, что и определило ломаный характер полученных на графике кривых. По данным зимы 1959/60 г., активность усатых ночниц и ночниц Наттерера менялась очень сходно и графически могла быть изображена одной общей для обоих видов кривой. На графике эта кривая лежит ниже кривой активности ушанов, что указывает на значительно большую активность последних. В форме кривых активности ушанов и ночниц полного совпадения в подъемах и падениях нет. Между февралем—началом апреля 1960 г. заметное увеличение числа переместившихся особей ночниц отмечалось каждую третью неделю, в промежутках же активность удерживалась

примерно на одинаково низком уровне. Статистическая обработка данных подтвердила достоверность этой закономерности для всего времени наблюдений, но при малом доверительном уровне ( $P=0.95$ ). Нельзя полностью исключить, что, несмотря на большие индивидуальные различия в частоте пробуждений, мы сталкиваемся здесь с проявлением какого-либо внутреннего ритма, однако проверить это предположение не позволяет малое число наблюдений. С другой стороны, подъемы и спады активности ночниц

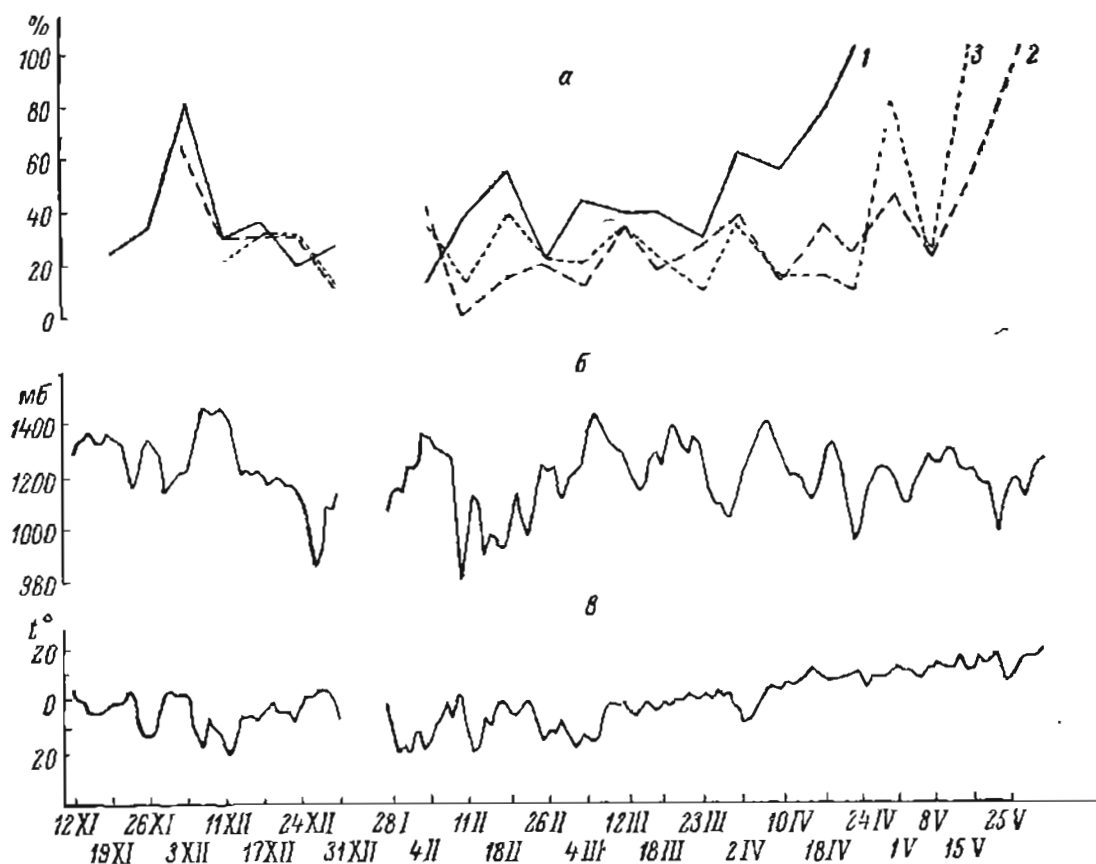


Рис. 7. Колебания зимней активности летучих мышей (а) в Саблинской пещере по наблюдениям зимы 1959/60 г., сопоставленные с изменениями атмосферного давления (б) и температуры наружного воздуха (в).

1 — *Plecotus auritus*; 2 — *Myotis mystacinus*; 3 — *M. nattereri*.

в ряде случаев совпадают с повышением и понижением числа перемещений среди ушанов — вида, определенно имеющего иной характер активности. Никаких явных закономерностей в чередовании подъемов и спадов активности у ушанов не заметно. Это заставляет думать, что на зимующих летучих мышей влияют какие-то внешние факторы, которые могут либо повышать их активность, либо подавлять ее.

Пробуждения летучих мышей из зимней спячки нередко связывают с изменениями наружных погодных условий, чаще всего с колебаниями температуры. Действительно, Гайслер и Неврли (Gaisler a. Nevrlly, 1961) большую частоту пробуждений летучих мышей отмечают в мелкой с неустойчивым микроклиматом пещере, расположенной в местности с часто меняющейся погодой, чем в глубокой, расположенной в местности с более холодным, но ровным климатом. В Саблинской пещере, пока один из двух входов не был закрыт, низкие температуры в сочетании с сильным ветром значительно охлаждажали переднюю часть подземелья, что вызывало пробуждение и перемещение части животных.

Ниеувенховен (Nieuwenhoven, 1956) полагает, что в больших замкнутых пещерах с одним входом влияние на летучих мышей могут оказывать лишь ветры соответствующего направления и повышение атмосферного давления. В последнем случае пробуждающим агентом является не изменение давления как такового, а вызванное им замещение воздуха в передних частях пещер наружным воздухом, имеющим иную температуру и влажность. Ток воздуха, вызываемый сильным ветром, глубже проникает в подземелье и потому вызывает пробуждение животных в самых дальних

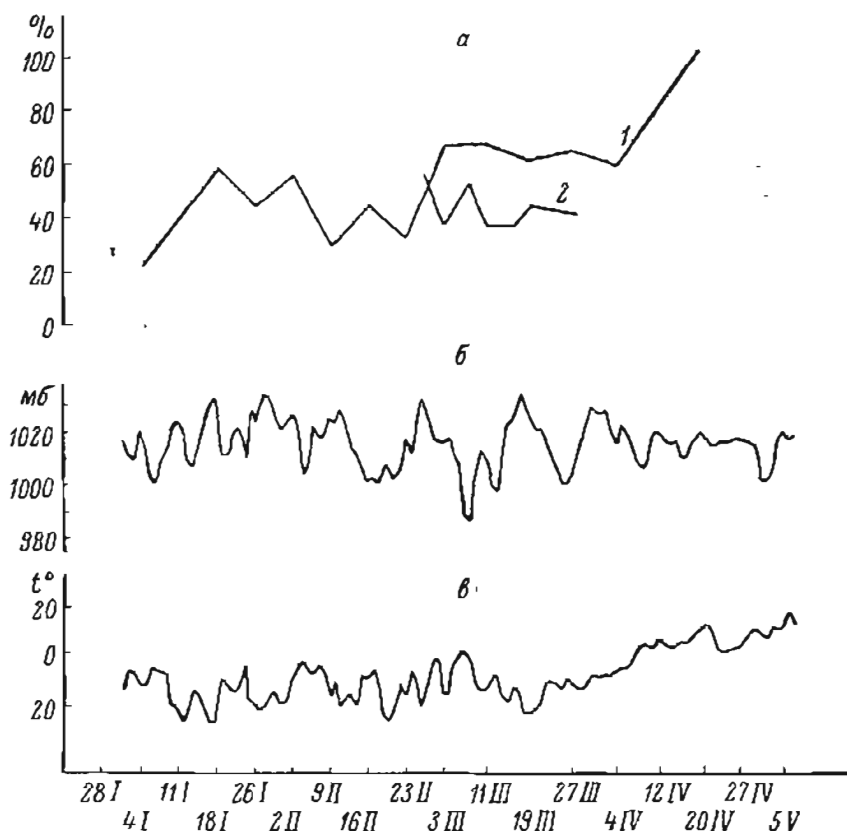


Рис. 8. Колебания зимней активности ушанов (*Plecotus auritus*) в Саблинской пещере (а) по наблюдениям зимы 1959/60 г., сопоставленные с изменениями атмосферного давления (б) и температуры наружного воздуха (в).

1 — наблюдения проводились через каждые 7—8 дней; 2 — наблюдения проводились через каждые 4 дня.

его частях. И в том и в другом случаях пробуждающий эффект тем выше, чем больше разница между температурой наружного воздуха и температурой пещеры.

Для учета возможного влияния внешних погодных условий на микроклимат Саблинской пещеры в нескольких точках подземелья нами были установлены максимальные и минимальные термометры, термографы и гидрографы с недельным заводом. В каждое посещение пещеры проводились измерения температуры срочным термометром. Выяснилось, что в течение зимы происходит очень медленное и постепенное охлаждение пещеры (в глубине подземелья годовые колебания температуры не превышают 1—2°), почти не ощутимое за небольшой отрезок времени. Столь же медленно происходит и нагревание подземелья летом: температура воздуха в большей части пещеры в конце мая — июне практически не отличается от таковой в зимние месяцы. На этом почти неизменном фоне наблюдаются небольшие колебания температуры, вызванные непосредственным влиянием



внешних погодных условий. Величина их незначительна: только в самых близких к выходу ходах пещеры общая амплитуда колебаний минимального и максимального термометров достигает за неделю 1.5—2.0°. В центральной части пещеры недельная амплитуда колебаний температуры не превышает 0.2—0.5°. Сильные ветры, видимо, также не оказывают заметного влияния на микроклимат подземелья. Единственный открытый вход в пещеру скрыт в глубокой ложбинке и прикрыт обрывом, так что возможность свободного проникновения ветра внутрь сильно ослаблена. Влажность воздуха пещеры в течение всего времени наблюдений неизменно остается высокой.

Проведенные наблюдения ясно показали, что в условиях Саблинских пещер изменения наружной температуры или ветра не могли существенно влиять на зимующих летучих мышей. Вызванные ими колебания температуры внутри пещеры были слишком малы, особенно при сопоставлении с довольно широким диапазоном температур, которые сами зверьки избирают для спячки. Это подтверждается и поведением значительной части летучих мышей, которые, даже неоднократно просыпаясь, не меняли место спячки. Если бы пробуждение животных было вызвано неблагоприятными микроклиматическими изменениями, они, несомненно, должны были бы переместиться. О малой чувствительности спящих летучих мышей к колебаниям температуры воздуха в зимнем убежище сообщает Неврли (Nevrly, 1963).

Интересные данные были получены нами при сопоставлении кривой изменения активности ушанов с ходом барометрического давления (рис. 8). Анализ представленных на графике рис. 8 данных позволяет заметить, что повышение активности ушанов зимой 1959/60 г. обычно совпадало с понижением атмосферного давления. Для объективной оценки этого явления мы провели обработку материала методом дисперсионного анализа<sup>1</sup>. С изменением активности летучих мышей были сопоставлены все основные составные элементы кривой барометрического давления: средний уровень давления, выраженный в среднесуточных показателях, и динамика процесса — общая амплитуда всех изменений, а также сумма подъемов давле-

	X	Z	Y
C	6.3	127	133.3
$\eta^2$	0.5	0.95	1
$\chi^2$	5	588	593
$\sigma^2$	1.26	0.22	—
F	5.7 ≡	$\nu_2 \backslash \nu_1$	5
		588	4.2
		(1.000)	3.3 2.2

ния в промежутках между наблюдениями и сумма его спадов. Связь высокой степени достоверности была найдена только в двух последних случаях: подъем атмосферного давления способствует уменьшению числа пробуждений животных, падение давления увеличивает их активность. Результаты одного из произведенных расчетов, подтвердивших наличие связи между подъемом атмосферного давления и числом перемещений ушанов по данным зимы 1959/60 г., приведены слева.

В оценке действия барометрического давления наши выводы сильно расходятся с мнением Ниеувенховена (Nieuwenhoven, 1956), который предполагает не обратную, а прямую связь между подъемом давления и увеличением активности зимующих животных и объясняет ее лишь косвенным (через изменение воздушного потока и замещение воздуха в пещере) влия-

<sup>1</sup> Схема расчетов заимствовала из книги Н. А. Плохинского (1964). Ценные указания при статистической обработке материалов были получены от Я. И. Старобогатова.

нием этого фактора. Подобная точка зрения не находит подтверждения и в немногих имеющихся наблюдениях за другими впадающими в спячку млекопитающими. Так, Линдемани (Lindemann, 1852, цит. по: Nieuwenhoven, 1956) установил четкую обратную корреляцию между ходом засыпания ежей и изменением атмосферного давления: два зверька, содержащихся при температуре 15—17°, всегда просыпались при низком давлении и засыпали при высоком, однако при содержании ежей в условиях холода (ниже 10°) превалировало влияние температуры и указанная закономерность не проявлялась.

Наличие в зимнее время четкой обратной связи между ходом изменения температуры и давления (рис. 7—8) может помочь объяснить наблюдения ряда авторов (см. стр. 258), согласно которым численность зимующих в пещерах летучих мышей зависит от изменения наружной температуры. Колебания атмосферного давления — более универсальный фактор погоды, чем температура, так как равно проявляется в зимних убежищах любого типа, в том числе обладающих и очень устойчивым микроклиматом.

Физиологический механизм действия изменений атмосферного давления на животных неясен. В эксперименте (Калабухов, 1956; Слоим, 1961) резкое понижение давления (до 200—500 мм рт. ст.) в сочетании с низкой температурой приводит к гипоксии и вызывает спячку, т. е. приводит к эффекту, обратному наблюдавшемуся нами. Незначительные естественные колебания атмосферного давления вряд ли могут приводить к подобным последствиям.

Имеются данные, что изменения атмосферного давления у человека и других млекопитающих вызывают изменения сосудистых реакций, в частности колебания кровяного давления, что особенно выражено в периферических сосудах и капиллярных сетях. Не исключено, наконец, что зависимость поведения животных от хода барометрического давления есть лишь внешнее проявление связи с иными, более сложными атмосферными явлениями (например, ионизацией воздуха), происходящими при изменении погоды или предшествующими ей.

Проведенные нами расчеты, хотя и подтвердили достоверность влияния изменений атмосферного давления на активность ушанов, показали малую степень этого влияния по сравнению со всеми другими причинами, вызывающими пробуждение летучих мышей. В отношении ночниц достоверность такого влияния вообще не подтвердилась. Получить же дополнительные данные зимой 1962/63 г. практически не удалось из-за малого количества зимовавших животных и их необычайно высокой активности, особенно в конце зимы. Если в течение января и большей части февраля еще можно было предполагать связь между изменением давления и числом переместившихся ушанов, то с конца февраля их активность была неизменно высока и явно не зависела от действия каких-либо внешних погодных условий.

Дальнейшие наблюдения за зимующими летучими мышами с применением более точных методик позволят, вероятно, лучше оценить влияние на животных колебаний атмосферного давления, чем удалось нам. Необходимым условием этого будет использование и более совершенных методов расчета, позволяющих выделить средний фоновый уровень активности, определяемый внутренними причинами и не зависящий от внешних воздействий. Влияние внешних факторов, усиливающих или подавляющих активность летучих мышей, может быть оценено лишь по величине отклонения числа реально проснувшихся особей относительно теоретически рассчитанного; в противном случае мы сталкиваемся с неблагоприятной задачей оценки влияния дополнительного фактора, не зная величины и характера действия основного.

Способность животных время от времени прерывать зимний сон должна иметь для них большое положительное значение. Просыпаясь, летучие мыши получают возможность сменить место спячки, если изменились условия, в которых она протекала ранее, или изменились требования организма к этим условиям. Большая чуткость сна и способность быстро реагировать на изменения окружающей среды также позволяют животным избегать влияния различных неблагоприятных факторов. Возможность активно изменять режим спячки и обеспечивать себе наилучшие условия для завершения зимовки отличает рукокрылых от большинства других впадающих в спячку млекопитающих.

Короткие перерывы в спячке дают животным возможность спариваться в зимние месяцы. Это может иметь большое значение на севере, где вне мест концентрации летучих мышей на зимовке встреча полов может быть затруднена. Наконец, проснувшиеся летучие мыши, подлетая ко входу в пещеру, получают информацию об изменениях, происходящих снаружи. Эта сторона дела, видимо, приобретает особое значение весной, во время вылета животных из зимних убежищ.

Из отрицательных последствий частых перерывов в спячке можно указать на большие энергетические потери, связанные с пробуждением и пребыванием в активном состоянии. Имеются также указания на случаи гибели летучих мышей при преждевременных вылетах из зимних убежищ во время оттепелей.

#### ОКОНЧАНИЕ ЗИМНЕЙ СПЯЧКИ.

##### ВЕСЕННИЙ ВЫЛЕТ ЛЕТУЧИХ МЫШЕЙ ИЗ ЗИМНИХ УБЕЖИЩ

Проведение весенних наблюдений в пещерах Ленинградской обл. очень затруднено. Главной помехой для исследователя является весеннее затопление пещер (рис. 9). В некоторые годы вода заполняла пещеры целиком, и тогда продолжение работы оказывалось невозможным даже с использованием легководолазного костюма.

Неудовлетворительной оказалась попытка совместить наблюдения за ходом естественного вылета с кольцеванием летучих мышей, предпринятая нами в первые годы работы. Многие разбуженные и напуганные кольцеванием особи покидали пещеры преждевременно, создавая ложное представление о более ранних сроках вылета. Поэтому в дальнейшем принимались все меры к тому, чтобы не беспокоить животных и полностью исключить возможность влияния на них.

Большинство непосредственных наблюдений за поведением животных весной было сделано в Большой Староладожской пещере, где в течение нескольких лет с середины—конца марта до начала июня мы проводили длительные дежурства в непосредственной близости от выхода из под-земелья.

В марте и начале апреля единственным признаком наступления весны служило увеличение числа спящих водяных и прудовых ночниц у выхода из пещеры. Активных животных в это время мы либо не отмечали вовсе, либо число их было мало и не превышало того количества, которое можно иногда наблюдать и в зимние месяцы. Картина существенно менялась во второй декаде апреля. С этого времени можно было видеть почти беспрестанно пролетающих по пещере летучих мышей — одиночки, пары, а нередко и целые группы — цепочки как бы гонящихся друг за другом особей. Активные животные встречались в пещере в любое время суток, однако у нас сложилось впечатление, что наибольшая активность летучих мышей (особенно в конце апреля—начале мая) падала на вторую половину дня и первую половину ночи, а наименьшая — на утренние часы.

Нарастание весенней активности происходило быстро. Если еще 10—13 IV мы отмечали лишь единичные пролеты проснувшихся животных, то к концу второй декады апреля, 18—20 IV, весеннее оживление достигало уже полной силы. Срок этот не менялся от года к году и не зависел, видимо, от хода весны. В ранние и теплые весны 1959 и 1960 гг. весеннее оживление летучих мышей не наблюдалось ранее середины второй декады апреля, т. е. происходило в то же время, что и в холодную и затяжную весну 1956 или 1962 гг. Однако уровень весенней активности, условно определяемый нами средним числом животных, пролетающих мимо наблюдателя за единицу времени, заметно различался как в разные дни наблюдений в течение одного сезона, так и в одну и ту же фазу весны в разные годы.

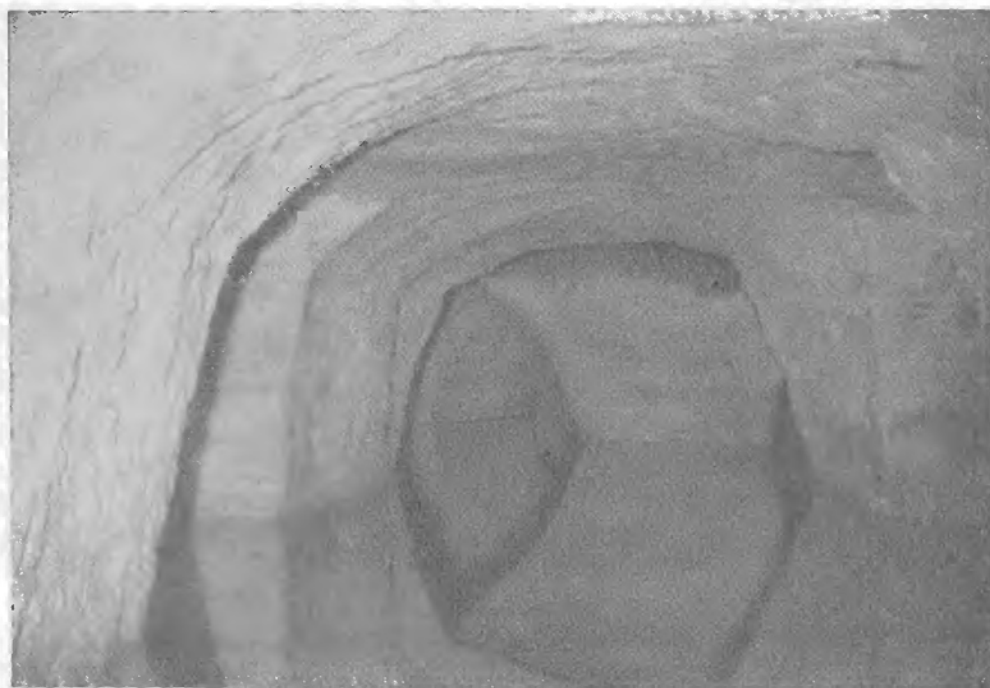


Рис. 9. Затопленный внешними водами участок Староладожской пещеры.

Весеннее возбуждение не захватывает одновременно всех зимующих животных. Наряду с активными, оживленно летающими особями большая часть летучих мышей продолжает спокойно спать, причем по всем внешним признакам их сон не отличается от такового в самые глухие зимние месяцы. Отлов сетью летающих зверьков близ выхода из пещеры показал, что во второй декаде апреля среди активных водяных ночниц были представлены оба пола с преобладанием в отдельные дни наблюдений самок, а все отловленные прудовые ночницы оказались самками (табл. 9). Малое количество пойманных 13—23 IV прудовых и усатых ночниц может свидетельствовать о несколько иных сроках их пробуждения по сравнению с водяными ночницами, однако разная численность зимующих в пещере животных разных видов не позволяет с уверенностью утверждать это.

Весьма характерно, что наибольшая активность летучих мышей наблюдалась именно у выхода из пещеры. Хотя часть животных пролетала мимо, даже не пытаясь приблизиться, многие летучие мыши подлетали к самому входному отверстию, кружились вокруг, иногда даже вылетали наружу, но через несколько секунд возвращались обратно. В большинстве случаев подобные действия носили разведывательный характер и не свидетельствовали о намерении зверьков немедленно покинуть зимнее убежище.

Таблица 9

**Видовой состав и соотношение полов у проснувшихся  
летучих мышей, отловленных весной у выхода  
из Староладожской пещеры**

Дата отлова	<i>Myotis daubentonii</i>		<i>M. dasycneme</i>		<i>M. mystacinus</i>		<i>Plecotus auritus</i>	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
18—19 IV 1956	5	3	—	2	—	—	—	—
18—19 IV 1959	4	12	—	4	1	—	2	—
12—13 IV 1960	—	—	—	1	—	—	—	—
22—23 IV 1960	11	9	—	1	—	—	2	—
Всего . .	20	24	—	8	1	—	4	—

Первые вылеты летучих мышей из Староладожской пещеры могут происходить сравнительно рано, еще до начала общего подъема весенней активности. Однако многочисленные наблюдения показали, что во второй и даже третьей декаде апреля лишь немногие из проснувшихся животных покидают пещеру. По наблюдениям четырех лет число вылетов из пещеры за ночь в период от 15 IV до 30 IV не превышало 10, а во время некоторых дежурств вылетов не наблюдалось вовсе, хотя погода была теплая и безветренная. В ночь на 22 IV 1960, например, когда из пещеры вылетели всего две-три особи, наружная температура в 13 час. была равна 16, в 21 час — 10°, а активность животных внутри пещеры очень велика: с 17 до 5 час. мы насчитали более 200 случаев пролета летучих мышей через небольшой зал близ выхода, в том числе около 40 подлетов к самому выходу из подземелья.

Первоначально мы предполагали, что свет (хотя и слабый) и присутствие наблюдателей отпугивают летучих мышей и нарушают естественный ход вылета. Однако перенос наблюдений за пределы пещеры не менял описанной выше картины.

В момент вылета из пещеры летучие мыши часто ведут себя нерешительно: совершают неоднократные предварительные подлеты к самому выходу из подземелья и решаются покинуть убежище лишь после нескольких попыток. Не раз мы были свидетелями того, как зверьки садились на пол в узком выходном отверстии и не вылетали, а осторожно вышолзали наружу. Несомненно, часть вылетающих на более или менее длительный срок почти всегда возвращалась обратно в зимнее убежище, так как почти в каждое дежурство наравне с вылетами из пещеры мы наблюдали и прилет животных.

Покинув пещеру, летучие мыши, видимо, некоторое время держатся в ее окрестностях: над ближайшим участком реки весенними ночами довольно регулярно можно наблюдать кружащихся животных. Рыбаки каждую весну отмечают появление летающих над водой зверьков почти сразу же после окончания ледохода на Волхове.

Наиболее подробно вылет ночниц из Староладожской пещеры был прослежен холодной и затяжной весной 1956 г. Несмотря на высокую активность животных внутри подземелья, не только 18 IV, но и 30 IV, и даже 4 V вылетов летучих мышей мы почти не наблюдали, хотя в ночь на 1 V над пещерой уже можно было видеть и слышать летающих животных. Во все перечисленные дни наблюдений температура воздуха ночью не поднималась выше 3°, а к утру опускалась еще ниже; 18—20 IV Волхов еще был покрыт льдом, 30 IV ледоход только заканчивался. В глубине

пещеры, ставшей частично доступной после спада воды, 4 V множество водяных, прудовых и усатых ночниц еще продолжало спячку. Весьма интересно, что в конце апреля—мае водяные ночницы начали встречаться в пещере большими скоплениями численностью до нескольких десятков зверьков, хотя зимой они держатся всегда поодиночке и редко парами. Можно предполагать, что инстинкт стадности, затухающий на зимние месяцы, начинает восстанавливаться весной еще в зимнем убежище.

Хотя в первой декаде мая температура повысилась и не опускалась по ночам ниже 8—10°, вылет летучих мышей проходил очень растянуто и продолжался в течение всего месяца. По очень приблизительным подсчетам численность остававшихся в пещере ночниц к 15 V по сравнению с 4 V уменьшилась незначительно, но к 25 V сократилась более чем вдвое.

С наступлением в середине мая белых ночей летучие мыши покидали пещеру между 23—3 час., только в самое темное время ночи. Вылетали животные обычно поодиночке, реже парами, с интервалом от 1—2 мин. до часа и более. Несколько раз отмечались возвращения животных в пещеру. В ночь на 6 VI, когда было проведено последнее дежурство, из пещеры вылетело 10—11 летучих мышей, по-видимому, водяных ночниц. Во время обхода доступной части пещеры найти спящих животных нам уже не удалось; к концу первой декады июня летучие мыши окончательно покинули зимнее убежище.

Столь длительная задержка летучих мышей в пещере не может считаться типичной для Ленинградской обл. Она связана, вероятно, с очень холодной весной 1956 г., а также необычайно высокой упитанностью животных зимой 1955/56 г. По наблюдениям весной 1957 и 1962 гг. ко второй декаде мая в Староладожских пещерах оставалось лишь незначительное количество животных, весной 1960 г. вылет из пещеры отдельных особей наблюдался до конца мая.

Начиная с мая взрослые половозрелые самки встречались в пещере редко, среди животных всегда резко преобладали самцы. За четыре года наблюдений из 137 отловленных в мае ночниц 111 оказались самцами и 26 — самками, причем среди последних преобладали молодые неполовозрелые особи.

Изложенные выше наблюдения интересно сопоставить с данными по ходу пробуждения летучих мышей в Большой Саблинской пещере. Наиболее важные наблюдения были сделаны здесь весной 1960 и 1963 гг., когда с февраля по май активность летучих мышей непрерывно учитывалась по методу, детально описанному выше, а сроки их вылета из пещеры могли быть точно сопоставлены с изменениями погоды.

Весной 1960 г. уменьшение числа зимующих в пещере ушанов началось в последние дни марта (табл. 10). В это время наступило потепление (температура воздуха не падала к вечеру ниже 4—6°), сменившееся вскоре резким похолоданием, продолжавшимся до середины первой декады апреля. Это обстоятельство, видимо, несколько задержало вылет, и только с начала второй декады апреля число остававшихся в пещере ушанов резко пошло на убыль. Полностью их вылет закончился к 20—25 IV.

В 1963 г. весна запоздала, устойчивые морозы держались почти до конца первой декады апреля. Соответственно вылет ушанов начался позднее, не ранее 2—12 IV, протекал быстро и закончился в те же сроки или чуть раньше, чем в 1960 г. В оба года наблюдений наиболее интенсивно вылет проходил во второй декаде апреля, когда окончательно устанавливалась теплая погода: среднесуточная температура воздуха не опускалась ниже 0, и только в отдельные дни отмечались слабые ночные или утренние заморозки.



Изменение численности летучих мышей в Большой Саблинской пещере весной

Вид	Год	Число животных, найденных в пещере за одну экскурсию										
		18—19 III	25—27 III	2—4 IV	10—12 IV	17—20 IV	24—27 IV	1—5 V	9 V	15—17 V	23—25 V	3 VI
<i>Plecotus auritus</i>	1960	53	57	39	29	16	2					
	1963	29	34	35	25	2	2					
<i>Myotis mystacinus</i>	1960	16	19	17	16	19	18	12	10	8	3	
	1963	13	10	8	9	15	12	10		10	5	1
<i>M. nattereri</i>	1960	15	18	16	17	18	18	8—10	5	2	1	
	1963	17	15	15	18	17	4	2				
<i>M. daubentini</i>	1960	3	4	4	4	5	4	2	1			
	1963	7	7	7	9	7—8	4					
<i>M. dasycneme</i>	1959	2	2	2	2	2	2					
	1960	2	2	2	2	2	1					
<i>Eptesicus nilssoni</i>	1959	4	2	4	4	1	2					
	1960	2	2	2	1	2	1					
	1963	1	1	1	1	—	1					

В оба года наблюдений начало вылета совпало с резким подъемом активности ушанов внутри пещеры. Особенно хорошо это было заметно весной 1960 г. (рис. 7): в конце февраля—марте уровень активности животных был сравнительно низкий, но между 28 III—2 IV переместилось уже около 60% бывших под наблюдением особей и почти столько же — в следующую неделю. Во второй декаде апреля (пик вылета) активность ушанов вновь резко возросла.

В 1963 г. (рис. 8) активность животных в течение всего марта была неизменно высокой (около 60%), и резкого увеличения частоты пробуждений в конце этого месяца, как отмечалось в 1960 г., не наблюдалось. Только в конце первой декады апреля, с началом массового вылета, активность резко возросла, достигнув максимальной величины.

Весенняя активность ушанов проявлялась в увеличении как числа просыпающихся животных, так и частоты пробуждений одних и тех же особей; как показали наши наблюдения, многие зверьки успевали по нескольку раз проснуться и сменить место в пределах принятого нами недельного интервала между посещениями пещеры. Создается впечатление, что сон ушанов становится с конца марта более чутким: если в результате обходов пещеры в январе и феврале обычно просыпались (и то не всегда) лишь единичные особи, то с началом весны после обхода пещеры не оказывалось на старых местах до 15—20% всех взятых под наблюдение зверьков.

Наряду со всеми этими явлениями некоторая часть зимующих ушанов вплоть до конца вылета оставалась совершенно не затронутой общим весенним оживлением. Так, например, 10 IV 1960, когда почти половина зимовавших животных уже покинула подземелье, из 24 обнаруженных в пещере ушанов восемь продолжали спокойно спать без всяких признаков пробуждения на тех же местах, где были впервые отмечены от 3 до 9 недель назад, восемь особей — там же, где были найдены от 1 до 2 недель назад, и только восемь зверьков, несомненно, просыпались и перемещались в течение истекшей недели между 2 и 10 IV. Почти то же наблюдалось и 18 IV 1960, уже во время завершения вылета (табл. 5).

Сопоставляя данные по активности ушанов с ходом их вылета (табл. 5, 7, 10), можно убедиться в том, что число проснувшихся и переместившихся особей обычно значительно превышает число животных, покинувших пе-

щеру. Так, весной 1960 г. между 28 III и 2 IV переместилось 60% находившихся под наблюдением ушанов, вылетело же из пещеры не более 30% животных; между 10—18 IV, в разгар вылета, пещеру покинуло около 45% животных, просыпалось же за это время не менее 75% всех оставшихся в ней ушанов. Сходная картина была отмечена и весной 1963 г. Здесь мы сталкиваемся с тем же явлением, которое наблюдалось в Староладожской пещере, где только небольшая часть летающих по пещере ночниц пыталась вылететь из нее, хотя благоприятные возможности для этого, казалось бы, уже имелись. Непосредственные наблюдения показали также, что часть вылетевших ушанов быстро возвращалась и зверьки еще некоторое время держались в пещере, прежде чем окончательно покинуть ее.

По наблюдениям других лет подавляющее большинство ушанов также покидало Саблинские пещеры до начала третьей декады апреля; иногда численность их резко сокращалась лишь к середине этого месяца, иногда уже в его начале. Исключение составляла очень холодная и затяжная весна 1955 г., когда значительное число ушанов оставалось в пещере до самого конца апреля. После 1 V за 6 лет наблюдений во всех пещерах Ленинградской обл. было найдено всего три ушана. Вплоть до конца вылета в пещерах встречались животные обоего пола при некотором преобладании (особенно в Саблине) самок: из 44 ушанов, пойманных за несколько лет работы после 15 IV, оказалось 16 ♂ и 28 ♀.

Подробно проследить ход весеннего пробуждения других видов летучих мышей было значительно труднее из-за их невысокой численности в Саблинских пещерах. Начало вылета ночниц Наттерера приходится на третью декаду апреля (табл. 10). Срок этот почти точно совпадал весной 1960 и 1963 гг., хотя состояние погоды заметно отличалось (рис. 7—8). Весной 1960 г. сопровождавший вылет подъем активности (переместилось не менее 80% находившихся под наблюдением особей) наступил внезапно, так как в предшествующие недели число пробуждений было невелико (рис. 7). Начался вылет дружно: в 1960 г. за неделю численность ночниц Наттерера в пещере уменьшилась почти в два раза, а весной 1963 г. почти на три четверти. Интересно, что стремление покинуть зимнее убежище захватило и двух особей ночниц Наттерера, еще с осени помещенных нами в наглухо отгороженный от остальной пещеры участок подземелья (табл. 4). Почти не просыпаясь, они спокойно спали здесь всю зиму, но между 24 IV и 1 V исчезли, выбравшись, видимо, через незаметную щелку в стене. Последние ночницы Наттерера исчезли из пещеры весной 1960 г. в третьей декаде мая, в 1963 г. — к концу первой декады мая. В другие годы последние зверьки этого вида отмечались в Саблинских пещерах обычно до первой декады мая.

В отличие от предыдущего вида численность усатых ночниц в конце апреля столь значительно не уменьшается (табл. 10), хотя весной 1960 г. между 24 IV и 1 V также отмечен заметный подъем их активности (рис. 7). По наблюдениям ряда лет сравнительно много усатых ночниц (обычно самцов и неполовозрелых самок) задерживается в подземелье до середины — конца мая, а отдельные особи — до начала июня. При этом часть зверьков продолжает спать на тех же местах, что зимой или в начале весны, не обнаруживая признаков пробуждения, другие перемещаются в определенные из года в год используемые ими части пещеры, где сбиваются в небольшие группы или держатся поодиночке. Проводившиеся в мае наблюдения показали, что, несмотря на теплую погоду, зверьки к ночи не просыпаются и из пещеры не вылетают; остатков пищи в желудках запаздывающих с вылетом усатых ночниц обнаружить нам также не удалось.

Весной 1963 г. во второй декаде апреля в Саблинской пещере определенно отмечалось повышение активности водяных ночниц: между 12 и



20 IV переместились все девять находившихся под наблюдением особей и были встречены проснувшиеся и летавшие по пещере зверьки. Интересно, что по срокам эти наблюдения точно совпадают с подъемом активности водяных ночниц в Староладожской пещере. Последних особей этого вида мы обычно встречали в Саблинских пещерах до конца первой декады мая, одиночных самцов водяной ночницы можно найти здесь даже в июне и июле.

Большое постоянство в сроках весеннего пробуждения показали прудовые ночницы, одна-три особи которых регулярно проводили зиму в одной и той же глубокой трещине стены пещеры. Весной 1959 г. две зимовавшие ночницы исчезли из трещины 20—27 IV, в 1960 г. одна особь улетела к 24 IV, другая — 24 IV—1 V. В 1963 г. единственное спавшее здесь животное покинуло трещину ко 2 III и прудовых ночниц мы не находили вплоть до весны, когда две активные особи были встречены в пещере 20 и 27 IV. Самые поздние даты встречи прудовых ночниц в Саблинских пещерах — 11 V (1955 г.) и 19 V (1954 г.).

Резюмируя все весенние наблюдения за летучими мышами, мы приходим к следующим выводам.

Раньше других видов зимние убежища покидают ушаны. Вылет этих животных начинается в конце марта—начале апреля и полностью заканчивается к концу апреля. В пределах указанного срока время массового вылета может меняться в зависимости от хода весны; чаще пик его приходится на вторую декаду апреля. До середины—конца апреля из пещер исчезают и северные кожанки.

Вылет 4 видов ночниц начинается позднее, не ранее второй половины—конца апреля, и продолжается до середины—конца мая. Четких различий в сроках вылета между видами установить не удалось; дольше других (вплоть до начала июня) регулярно задерживаются на местах зимовок усатые ночницы. Эксбек и Иенсен (Egsbaek a. Jensen, 1963), изучавшие последовательность весеннего вылета летучих мышей в Дании, указывают, что первыми начинают покидать зимние убежища ночницы Наттерера, затем — водяные ночницы, прудовые ночницы и самыми последними — усатые ночницы. Сходное впечатление сложилось и у нас.

Зимовка летучих мышей в условиях Ленинградской обл. заканчивается позднее<sup>2</sup>, чем в более южных и западных частях их ареала. Средняя продолжительность зимней спячки ушанов в наших условиях равна 5.0—6.0 мес., большинства видов ночниц — 6.5—7.5, иногда 8.0 мес.

Как было показано, время вылета, а часто и предшествующий ему период характеризуются общим подъемом активности летучих мышей в зимних убежищах. Это весеннее оживление проявляется в резком увеличении числа просыпающихся животных и большей частоте их пробуждений по сравнению с зимними месяцами; повышается также чуткость сна.

<sup>2</sup> На Украине весенний вылет водяных ночниц происходит в конце марта—начале апреля, а ушанов — во второй половине марта, затягиваясь в холодные весны до начала апреля (Абеленцев и др., 1956). В Чехословакии (Hanak, Gaisler, 1959) ушаны покидают места зимовок в конце марта, прочие виды летучих мышей — в первой половине апреля. В Англии (Vesey-Fitzgerald, 1949) ушаны спят до конца марта—начала апреля, ночницы Наттерера и усатые ночницы — до середины или конца марта, водяные ночницы — до середины апреля (Matthews, 1952). В Германии (Eisen-traut, 1937) вылет ночниц, в том числе и водяных, начинается в марте, но может затягиваться до конца апреля; ушаны оставляют пещеры к концу марта—началу апреля (Natuschke, 1960). В Голландии постепенное уменьшение численности зимующих летучих мышей начинается во второй половине марта, однако отдельные особи могут задерживаться в пещерах до конца апреля и даже мая (Nieuwenhoven, 1956). В Дании (Egsbaek a. Jensen, 1963) вылет из пещер водяных и прудовых ночниц занимает примерно месяц; первые улетают с конца марта до конца апреля с максимумом между 5 и 15 IV, вторые — с начала апреля до середины мая.

Периоды активности становятся, видимо, более длительными (во всяком случае у части особей), а подлеты к выходам из пещер, а иногда и кратковременные вылеты из них настойчивыми и регулярными. Увеличение числа активных животных в вечерние часы и первую половину ночи (при неизменности световых и температурных условий в подземельях) позволяет предполагать, что к весне начинается постепенное восстановление их нормального суточного ритма.

Многолетние наблюдения убеждают нас в том, что подъем активности зимующих летучих мышей из года в год приходится примерно на одно и то же время и, видимо, не зависит от хода весны. Поэтому естественно предположить, что весенние изменения в поведении животных есть проявление свойственного им сезонного ритма и определяются не внешними, а внутренними факторами. Подтверждает это предположение и постоянство микроклиматического режима пещер, делающее невозможным непосредственное влияние на зимующих животных изменений внешних условий.

Температура воздуха в глубине пещер всю весну и в начале лета почти не меняется по сравнению с зимними месяцами, а незначительные ее колебания, связанные с изменением погоды, к весне становятся почти незаметными, так как холодный воздух легче проникает в подземелья, чем теплый (входы располагаются выше уровня подземелья). Изменения атмосферного давления, возможно, могут влиять на уровень весенней активности ушанов. Действительно, подъем их весенней активности в 1960 г. совпал со значительным падением давления (рис. 7), однако в дальнейшем, равно как и весной 1963 г. (рис. 8), подобных совпадений не наблюдалось, либо изменения активности были неадекватны по масштабам колебаниям давления.

Подъем весенней активности летучих мышей только создает возможность их массового вылета из зимних убежищ и свидетельствует о готовности к нему части зимующих животных. Собственно вылет, т. е. реализация этой возможности, несомненно, зависит от конкретных условий погоды и всего хода весны. Стабильность микроклиматических условий зимних убежищ не является в данном случае препятствием для такого предположения, так как проснувшиеся животные узнают о состоянии внешних условий во время подлетов к выходам из пещер и пробных вылетов наружу.

О значительных колебаниях сроков весеннего вылета летучих мышей в зависимости от условий года говорят фенологические наблюдения Кайгородова (1917): первое появление летучих мышей в окрестностях Ленинграда в среднем за 17 лет приходится на 1 V при колебании его границ в пределах почти месяца, от 13 IV до 11 V. По-видимому, особенно подвержены колебаниям сроки вылета летучих мышей, рано покидающих зимние убежища и потому особенно зависящих от капризов погоды. Нетрудно представить себе, что при необычно раннем наступлении весны вылет летучих мышей может начаться еще до того времени, когда их весенняя активность в пещерах достигает максимального подъема. В этом случае вылет особенно растянут, тогда как, задержанный холодной весной, он протекает дружно и в более сжатые сроки.

Растянутость вылета летучих мышей из зимних убежищ достигает подчас месяца и более между исчезновением из пещер первых и последних зверьков. Как указывалось выше, стремление покинуть зимнее убежище не захватывает одновременно всех животных: наряду с вылетающими особями многие летучие мыши продолжают находиться в глубоком сне, другие, даже просыпаясь, не делают попыток к вылету или, вылетев, быстро возвращаются.

Частично это явление определяется различиями в поведении животных разного пола и возраста. У всех видов ночниц (у ушанов это не отмечено),

особенно долго задерживаются в зимних убежищах самцы и молодые самки. Половозрелые самки покидают пещеры несколько раньше; к весне все они успевают спариться с самцами и спешат использовать недолгое северное лето.

Следует отметить, что различия в поведении животных разного возраста, пола и даже вида маскируются и частично перекрываются их широкими индивидуальными отличиями. Создается впечатление, что среди задержавшихся с вылетом животных значительный процент составляют те особи, которые редко пробуждались из спячки в зимнее и предвесеннее время. Несомненно, время вылета летучих мышей из зимних убежищ должно быть связано с состоянием резервных запасов жира в их организме. Функция их не ограничивается снабжением организма необходимой энергией, а связана с деятельностью щитовидной железы, которая играет значительную роль в регуляции интенсивности процессов обмена веществ (Калабухов, 1956).

### СРОКИ СПАРИВАНИЯ ЗИМУЮЩИХ В ПЕЩЕРАХ ЛЕТУЧИХ МЫШЕЙ <sup>3</sup>

Сроки спаривания европейских летучих мышей (сем. *Vespertilionidae*) до сих пор точно не установлены. Принято считать, что основная масса летучих мышей спаривается осенью, до начала зимней спячки, сперматозоиды переживают зиму в половых путях самок до весны, когда происходит овуляция и оплодотворение. При этом самцы сохраняют высокую половую активность вплоть до весны, что является гарантией оплодотворения самок, почему-либо не осемененных осенью. Такая точка зрения на половой цикл рукокрылых умеренной зоны установилась уже с конца прошлого века; основная литература по этому вопросу собрана в работах ряда авторов (Hartman, 1933; Eisentraut, 1937; Wimsatt, 1960, и др.).

Эта точка зрения была поставлена под сомнение американской исследовательницей Гетри (Guthrie, 1933). По ее данным, введенные с осени сперматозоиды сохраняются в половых путях самок сравнительно небольшой срок (около месяца), а затем частично уничтожаются лейкоцитами и выбрасываются через влагалище наружу мускульными сокращениями матки. Поэтому для оплодотворения самок необходимым условием являются повторные копуляции весной или в конце зимы. Это утверждение, хотя оно ишло вразрез с установившимися ранее представлениями, получило права гражданства в нашей зоологической литературе (Щепотьев, 1936; Огнев, 1951).

Последовавшие затем точные опыты (Folk, 1940b), в которых осемененные самки длительное время содержались отдельно от самцов, убедительно показали, что введенные в половые пути самок сперматозоиды сохраняются там в течение многих месяцев, способны весной оплодотворить яйцеклетки и вызвать нормальное развитие зародыша. Об этом говорят и наши наблюдения: у самок ушанов и прудовых ночниц, содержавшихся зимой от 2 до 5 месяцев изолированно от самцов, живые сперматозоиды найдены у того же процента особей, что и до начала опыта. Таким образом, может считаться доказанным, что у летучих мышей равно эффективно и осеннее и весеннее спаривание.

Возможность спаривания рукокрылых осенью и сохранения жизнеспособности сперматозоидов в течение всей зимы еще не свидетельствуют о том, что сроки их размножения везде одинаковы. По данным Райса (Rice, 1957), в пределах сравнительно небольшой территории Калифорнии

<sup>3</sup> В сокращенном виде приведенные в настоящем разделе данные были опубликованы нами ранее на английском языке (Strelkov, 1962).

у популяции *Myotis austroriparius*, обитающей на юге страны и почти не имеющей зимней спячки, спаривание падает на осенние месяцы, в то время как у северной популяции — на весенний период. К настоящему времени в европейской, и особенно в североамериканской зоологической литературе, опубликовано немало отдельных наблюдений, свидетельствующих о возможности спаривания летучих мышей не только осенью и весной, но и в зимнее время (Griffin, 1940; Pearson a. oth., 1952; Beer, 1955; Cockrum, 1955; Nieuwenhoven, 1956; Eisentraut, 1957; Mumford, 1958; Gaisler a. Nevrlly, 1961; Nevrlly, 1963). С этим интересным явлением пришлось столкнуться и нам.

Непосредственно наблюдать в пещерах спаривание большинства зимующих в пещерах Ленинградской обл. видов летучих мышей — ушанов, водяных, прудовых и усатых ночниц — нам удавалось неоднократно в течение почти всех зимних месяцев. Копулирующих животных нетрудно обнаружить по громкому и очень характерному крику (резкое, грубое стрекотание), издаваемому самцом. Подробные описания копуляции у летучих мышей уже имеются в литературе, поэтому только отметим, что во всех известных нам случаях спаривание происходило на стенах пещер; самец в это время ведет себя очень возбужденно, кусает самку в голову и шею и часто взмахивает полуразвернутыми крыльями.

Чтобы установить значение и масштабы зимнего спаривания летучих мышей, нами было предпринято специальное исследование этого явления. В течение нескольких сезонов с сентября до начала мая в пещерах отлавливались самки четырех наиболее многочисленных зимующих видов — ушанов, водяных, усатых и прудовых ночниц. В лаборатории у каждой добытой самки извлекалась матка, переносилась в каплю физиологического раствора и там тщательно промывалась до полного извлечения в раствор ее содержимого. Стандартная капля полученной взвеси просматривалась под микроскопом при увеличении  $\times 125$ . Указанная простая методика позволяла не только безошибочно устанавливать присутствие активных сперматозоидов в половых путях самок, но и учитывать относительное их количество в поле зрения микроскопа. Наличие сперматозоидов в матке служило для нас показателем того, что животное уже спаривалось до момента его отлова. Всего было добыто и исследовано от 50 до 96 самок каждого из перечисленных видов (табл. 11, 12).

Осенью первые серии ночниц отлавливались непосредственно перед началом зимней спячки, в момент влета животных в пещеры. Ушаны,

Т а б л и ц а 11

Изменение числа копулировавших самок ночниц (*Myotis*)  
в течение зимы

Время отлова	<i>Myotis dasycneme</i>			<i>M. daubentonii</i>			<i>M. mystacinus</i>		
	всего исследо- ванных, экз.	из них осе- мененных		всего исследо- ванных, экз.	из них осе- мененных		всего исследо- ванных, экз.	из них осе- мененных	
		экз.	%		экз.	%		экз.	%
20 IX—10 X, при влете в пещеру	17	7	41	23	4	17	12	1	8
X—XI	18	10	56	35	29	83			
XII—I	11	6	55				10	3	30
II	10	6	60	8	7	83	10	4	40
III	13	11	85	16	15	94	17	9	53
20—25 IV, перед вылетом из пещеры	12	12	100	—	—	—	11	8	73

несколько позже уходящие на зимовку, чаще добывались вскоре после прилета в подземелья. Выяснилось, что лишь незначительное число отловленных в этот период самок оказались осемененными: около 40% у прудовых ночниц, 20% — у водяных ночниц, 14% — у ушанов и только одна особь из 12 исследованных — у усатых ночниц. Весной же, в третьей декаде апреля, перед вылетом летучих мышей из пещер, сперматозоиды обнаружены в половых путях всех самок трех первых видов и у 75% самок усатых ночниц.

Т а б л и ц а 12

Изменение числа копулировавших самок ушанов (*Plecotus auritus*) в течение зимы

Время отлова	Саблинские пещеры			Староладожские пещеры		
	всего исследованных, экз.	из них осемененных		всего исследованных, экз.	из них осемененных	
		экз.	%		экз.	%
X	7	1	14	8	1	13
XI	19	12	63	8	1	13
XII						
I	27	22	81	12	6	50
II						
III	8	8	100	8	8	100
IV						

Из приведенных в табл. 11, 12 цифр видно, что увеличение числа осемененных самок с осени до весны происходит неодинаково у разных видов. Так, усатые ночницы, видимо, наименее склонны спариваться осенью и в первую половину зимы. У прудовых ночниц, несмотря на самый высокий процент осемененных самок при влете в пещеру, число копулировавших особей почти не увеличивается между ноябрем—февралем и резко возрастает лишь в конце февраля—марта. В противоположность двум этим видам самки водяных ночниц уже в октябре—ноябре оказываются осемененными в 80% случаев. Число копулировавших самок ушанов довольно равномерно увеличивается в течение почти всей зимы.

К сожалению, мы не можем пока утверждать, определяется ли наблюдавшаяся разница видовыми особенностями животных или конкретными условиями зимовки. Водяные ночницы собирались главным образом в Староладожских пещерах, где они зимовали в числе нескольких сот особей. В Саблинских же пещерах вид этот крайне малочислен, здесь было добыто всего 8 зверьков между декабрем—февралем. Интересно, что процент осемененных самок здесь был так же высок, как и в Старой Ладоге. Ушаны также собирались в обеих этих пещерах. В Саблине они очень многочисленны, в Старой Ладоге это относительно редкий вид. Соответственно и темпы нарастания числа осемененных самок (табл. 12) оказались значительно ниже там, где животных мало. Вскрытие самок из нескольких мелких, но плотно заселенных животными пещер, показало результаты, сходные с таковыми в Саблинских пещерах.

Весьма важным моментом для понимания разбираемого вопроса является правильная оценка возраста исследованных зверьков. Принято считать, что большинство самок европейских ночниц становятся половозрелыми на второй год жизни, в возрасте 13—14 месяцев. Имеются, однако, указания, что североамериканская *M. lucifugus* способна к размножению уже на первом году жизни.

В наших сборах были представлены все возрастные группы животных. Старые, уже рожавшие самки отличаются от нерожавших особей размерами и формой матки, которая после первых родов становится резко асимметричной, а также развитостью грудных сосков. Молодые же половозрелые, но еще не рожавшие самки, по строению половых органов трудно отличимы от молодых неполовозрелых особей данного года рождения. Поэтому всех добытых животных (где это было возможно) нам пришлось условно разделить на 2 группы: 1) взрослые, уже рожавшие самки, 2) молодые, нерожавшие самки, в том числе неполовозрелые самки данного года рождения и молодые, но половозрелые особи в возрасте более года, хотя последних следовало бы поместить вместе с рожавшими самками в общую группу взрослых половозрелых особей.

Даже при таком грубом разделении животных на две возрастные группы удалось установить (табл. 13), что у прудовых и усатых ночниц в первую очередь осеменяются взрослые самки. Те особи, которые условно определялись нами как молодые, но половозрелые, видимо, также осеменяются скорее, чем молодые неполовозрелые самки. Кроме того, относительное количество сперматозоидов в половых путях взрослых самок нередко было большим (до 10—20 раз), чем у молодых особей; видимо, старые самки многократно осеменяются разными самцами. У водяных ночниц предпочтение, отдаваемое самцами взрослым самкам, выражено значительно слабее, чем у двух предыдущих видов, у ушанов молодые и взрослые особи осеменяются совершенно в равной степени.

Т а б л и ц а 13.

Возрастной состав исследованных самок летучих мышей

Вид	Сроки отлова	Старые (рожавшие) особи			Молодые (нерожавшие) особи		
		всего исследованных, экз.	из них осемененных		всего исследованных, экз.	из них осемененных	
			экз.	%		экз.	%
<i>Plecotus auritus</i>	X—XII	20	5	25	21	10	48
	I—III	14	10	71	22	17	77
<i>Myotis mystacinus</i>	X—XII	10	3	30	7	0	0
	I—III	3	3	100	27	13	32
<i>M. dasycneme</i>	X—XI	7	6	86	27	11	41
	I—III	4	4	100	25	15	60
<i>M. daubentonii</i>	X—XII	25	13	52	18	5	28
	I—III	7	7	100	9	9	100

Несмотря на указанные возрастные различия, весной сперматозоиды обнаруживаются в половых путях всех самок, в том числе и не достигших половой зрелости. Возможно, что это необычное явление, уже отмечавшееся ранее (Guthrie, 1933), объясняется тем, что проснувшиеся зимой самцы нередко спариваются с совершенно сонными самками, что исключает активную реакцию последних на «ухаживание». Подобные случаи мы не раз непосредственно наблюдали в пещерах, сообщалось о них и в литературе (Pearson a. oth., 1952).

Подытоживая все сказанное, следует подчеркнуть, что приведенные во всех таблицах данные являются суммарными, т. е. собранными за несколько лет и объединенными по времени добычи животных. Проследить на больших цифрах ход явления в течение одного сезона, сравнить данные

за разные годы и точно выяснить особенности поведения отдельных видов не представлялось возможным, так как единовременное уничтожение большого числа самок могло вызвать серьезный подрыв численности зимующей популяции. Тем не менее наш материал позволяет определенно утверждать, что в условиях Ленинградской обл. самки четырех исследованных видов летучих мышей спариваются преимущественно после переселения в зимние убежища и до вылета из них. По-видимому, так же ведут себя и два других зимующих здесь вида — ночница Наттерера и северные кожанки.

Таким образом, период спаривания, являющийся для всех животных периодом самой бурной активности, приурочен у исследованных видов в значительной мере ко времени зимней спячки. Это утверждение не покажется столь странным, если учесть особенности зимнего сна рукокрылых, который постоянно прерывается краткими периодами бодрствования. Спаривание летучих мышей в пещерах и следует, очевидно, рассматривать как частный случай их относительно высокой активности в зимние месяцы.

Столь массовый и закономерный характер, как в описываемых нами случаях, зимнее спаривание рукокрылых может иметь место только в в пещерах, где собирается на зимовку значительное число животных. Естественно предположить, что летучие мыши, диффузно зимующие в иных, менее благоприятных убежищах (не исключено, что это наиболее распространенный способ зимовки на севере), не имеют возможности копулировать в зимнее время и спариваются почти исключительно весной, после окончания спячки.

Если наблюдавшееся нами явление типично для севера, то предположение о тесной зависимости сроков спаривания летучих мышей от широты местности (Caffier и. Kolbow, 1934, цит. по: Eisentraut, 1937) получает подтверждение. Биологический смысл его понятен, если учесть сжатые сроки периода активности рукокрылых на севере, низкую численность животных вне мест массовой концентрации и их ранний уход на зимовку, что препятствует осеннему спариванию, имеющему, видимо, большее значение в странах с менее суровым климатом.

#### ИЗМЕНЕНИЕ ВЕСА ЛЕТУЧИХ МЫШЕЙ ВО ВРЕМЯ ЗИМНЕЙ СПЯЧКИ

В течение всего длительного периода зимовки жизнедеятельность летучих мышей поддерживается исключительно за счет внутренних ресурсов, накопленных до начала спячки. Вес только подкожного и полостного жира, легко извлекаемого без экстрагирования, составляет, по нашим данным, 20—25, а в отдельных случаях до 35% веса тела животных в начале зимней спячки.

Как и в большинстве других экологических исследований, основным показателем состояния запасов жира служило для нас изменение веса животных. Взвешивание зверьков проводилось в пещерах непосредственно после их отлова с точностью до 0.05—0.1 г. Такая точность вполне достаточна, учитывая разную степень влажности и засоренности меха животных, а также разное наполнение мочевого пузыря. Следует учесть также, что вес зверьков может уменьшиться на 0.1—0.3 г за время, которое они находятся в активном состоянии после взвешивания. Всего нами было произведено более 2000 взвешиваний летучих мышей 6 видов. Динамика веса определялась как многократным взвешиванием отдельных окольцованных особей, так и сравнением средних данных, полученных при одновременном взвешивании больших серий зверьков данного вида. Так как вес летучих мышей подвержен широкой возрастной и индивидуальной изменчивости, для получения достоверных средних данных требуется

одновременно взвесить значительное число животных каждого пола. Практически выполнить это требование нелегко, поэтому большинство авторов (Beer a. Richards, 1956; Krzanowski, 1961, и др.) пользуется данными, собранными за несколько лет работы, суммируя их по времени добычи животных. Такого метода, как недостаточно точного, мы старались избегать, так как вес животных может сильно меняться год от года.

Т а б л и ц а 14

Средний вес летучих мышей, отловленных в начале зимней спячки в Староладожских и Саблинских пещерах

Год	<i>Myotis daubentonii</i>		<i>M. dasycneme</i>		<i>Plecotus auritus</i>	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
1953	—	—	—	—	10.6	10.2
1954*	11.1	11.2	19.9	20.3	10.2	10.9
1955	13.1	13.0	—	23.0	10.1	—
1956	10.6	10.9	18.0	17.2	10.3	10.6
1959*	10.7	11.7	20.0	10.2	8.7	9.8
1962	11.9	12.5	21.2	20.7	9.8	9.9
1963	10.5	11.4	18.9	20.6	—	—

П р и м е ч а н и е. Звездочками обозначены те годы, когда взвешивание прудовых и водяных ночниц проводилось не в момент ухода на зимовку, а несколько позднее (ноябрь—декабрь); средний вес в начале спячки вычислен на основании средней его убыли в другие годы.

Из приведенных в табл. 14 цифр следует, что разница в среднем весе уходящих на зимовку животных может достигать в отдельные годы 15—20%. Характерно, что соотношение среднего веса у водяных и прудовых ночниц оставалось в течение всех лет наблюдений почти постоянным, так как внешние факторы, вызывающие колебания в степени упитанности животных, равно влияют на эти два биологически близких вида. Колебания осеннего веса ушанов, напротив, были менее значительны и не совпадали с таковыми у ночниц.

Интересно, что средний вес летучих мышей, взятых из разных пещер и взвешенных в одно время, может также значительно отличаться. Особенно заметно это явление у усаых ночниц. В Саблинских пещерах средний вес самцов этого вида в октябре—ноябре равен 6.9 г ( $n=55$ ), а самок — 7.2 г ( $n=26$ ), в Староладожских пещерах самцы весят в среднем 8.1 г ( $n=41$ ), самки — 8.6 г ( $n=26$ ). Возможно, эти различия определяются преобладанием в Саблине менее упитанных молодых зверьков-сеголеток.

По данным Кшановского (Krzanowski, 1961), в Польше максимального веса животные достигают уже после переселения в зимние убежища, в октябре, ноябре и даже декабре. Из этого следует, что летучие мыши еще продолжают вести активный образ жизни и питаться в позднесеннее время, несмотря на неблагоприятные, казалось бы, погодные условия. Автор отмечает, что темпы нарастания веса осенью значительно более быстрые, чем летом, и объясняет это явление влиянием низкой температуры пещер, в которые переселяются животные. Такой же точки зрения придерживается и Твенти (Twente, 1955).

Быстрое увеличение веса летучих мышей в конце лета—начале осени наблюдалось и в Ленинградской обл. Цифры показывают (табл. 15), что вес животных, добытых во второй половине августа и начале сентября, в Саблинских пещерах на 20—40% меньше такового во время начала спячки. Почти все исследованные зверьки были, видимо, молодыми особями дан-



ного года рождения и по весу мало отличались друг от друга; каждый вечер они дружно просыпались и вылетали на охоту. Однако в более позднее время увеличения веса животных и продолжения ими активной жизни мы более не наблюдали. За все годы работы максимальный вес летучих мышей отмечался ко времени их массового ухода на зимовку: у ночниц в конце сентября—начале октября, у ушанов и северных кожачков — во второй половине октября—начале ноября.

Таблица 15

Средний вес летучих мышей, отловленных в Саблинских пещерах во второй половине августа—начале сентября

	<i>Myotis daubentonii</i>		<i>M. mystacinus</i>		<i>Plecotus auritus</i>	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Вес, г . . . . .	7.5	8.3	6.2	6.7	7.6	8.3
n . . . . .	22	5	5	8	10	3

Снижение веса летучих мышей начинается сразу же после переселения их в пещеры. В начале ноября у водяных и прудовых ночниц как вес отдельных повторно взвешенных особей, так и средний вес убывал на 10—12% по сравнению с таковым в начале октября. Дважды, однако, мы столкнулись с исключением из этого правила: к началу ноября 1956 и 1962 гг. средний вес самок прудовых ночниц оставался почти таким же, как в начале октября, а у двух повторно взвешенных особей даже увеличился с 3 X по 5 XI 1962 на 1 и 3 г. Дать удовлетворительное объяснение этому явлению мы не можем.

Осенью 1956 г., отлавливая сетью влетающих в Староладожскую пещеру зверьков, мы установили, что их средний вес может несколько меняться в зависимости от фазы прилета (табл. 16). В конце сентября вес самцов и самок всех 3 видов был примерно одинаков, а у прудовых ночниц самцы оказались даже несколько тяжелее самок. В первой декаде октября влетающие в пещеры прудовые ночницы сохраняли прежний вес, у водяных же ночниц, особенно у самцов, он заметно понизился. Мы можем объяснить это явление только притоком в пещеру более молодых и менее упитанных животных, уходящих на зимовку несколько позднее. С начала ноября средний вес самок ночниц во все годы наблюдений начинал превышать таковой у самцов, и разница эта, все увеличиваясь, сохранялась до конца зимовки. Больший вес самок, хотя и на малом

Таблица 16

Средний вес водяных и прудовых ночниц, отловленных в сентябре—начале ноября 1956 г. в Староладожской пещере

	<i>Myotis daubentonii</i>		<i>M. dasycneme</i>	
	♂	♀	♂	♀
Вес, г (19—24 IX)	11.0	11.0	17.9	17.2
n . . . . .	38	45	7	9
Вес, г (4—9 X) . .	10.2	10.7	18.0	17.2
n . . . . .	36	23	30	15
Вес, г (1—10 XI)	8.9	9.6	16.8	17.4
n . . . . .	9	20	22	15

материале, у всех трех исследованных видов был отмечен в конце лета — начале осени. Поэтому можно предполагать, что к моменту начала зимней спячки вес животных разного пола максимально сближается, в предшествующий же и последующий периоды самки в среднем заметно тяжелее самцов. Различий во времени между достижением максимального веса самцами и самками, описанных Кшановским (Krzanowski, 1961), мы не наблюдали.

Средние данные (по материалам не менее трех лет наблюдений), характеризующие вес летучих мышей осенью и весной, а также его убыль за время спячки, представлены в табл. 17. Так как начальный и конечный вес зимующих животных меняется год от года, для получения средних цифр по каждому виду мы суммировали численно равные выборки за каждый год работы, а при подборке данных за один год использовали также равное число взвешиваний животных каждого пола весной и осенью. Несмотря на сравнительно большое число проведенных взвешиваний северных кожанков (более 90), ночниц Наттерера (60), и особенно усатых ночниц (более 300), получить точные цифры, характеризующие среднюю убыль веса этих животных, нам не удалось. Цифры, характеризующие изменения веса отдельных особей летучих мышей 4 видов за весь период зимовки или большую его часть, представлены в табл. 18.

Таблица 17

Вес летучих мышей в начале и конце зимней спячки (суммарные данные за несколько лет работы)

Вид	Пол	Вес в начале зимовки			Вес в конце зимовки			Средняя убыль веса ( $\bar{X}_1 - \bar{X}_2$ )		n
		минимальный	$\bar{X}_1$	максимальный	минимальный	$\bar{X}_2$	максимальный	г	%	
<i>Myotis daubentonii</i>	♂	7.4	11.6	14.5	6.2	7.5	9.1	4.1	35.3	} 156
	♀	8.0	11.9	14.5	7.1	8.4	10.4	3.3	27.4	
<i>M. dasycneme</i>	♂	14.7	21.5	24.1	11.4	14.3	17.4	7.2	33.5	} 130
	♀	14.4	21.1	27.1	12.6	15.9	19.4	5.2	24.6	
<i>M. mystacinus</i>	♂	5.6	8.3	10.4	5.1	6.2	7.3	2.1	25.3	} 80
	♀	5.7	8.6	12.1	5.0	—	8.4	—	—	
<i>M. nattereri</i>	♂	8.1	—	11.2	7.2	—	8.3	—	—	} 28
	♀	10.2	—	12.0	6.6	—	9.0	—	—	
<i>Plecotus auritus</i>	♂	8.0	9.9	11.9	6.2	7.2	7.3	2.7	27.3	} 120
	♀	8.5	10.2	12.5	6.6	7.9	9.5	2.3	22.5	
<i>Eptesicus nilssoni</i>	♂	6.9	9.9	13.6	7.6	—	9.7	—	—	} 68
	♀	7.7	11.1	14.6	8.0	—	10.5	—	—	

Сравнение средних показателей снижения веса всей зимующей популяции за разные годы показало, что они могут заметно варьировать (рис. 10). Так, зимой 1955/56 г., когда с осени летучие мыши были очень жирны, самцы водяных ночниц потеряли между октябрём — серединой апреля около 40% своего первоначального веса, а самки — около 35%; зимой 1962/63 г. за это же время вес самцов уменьшился на 35, а самок — на 27%. Снижение веса прудовых ночниц в эти же годы было несколько меньшим: зимой 1955/56 г. самцы потеряли около 37, а самки около 28% своего первоначального веса, в 1962/1963 гг. — 28 и 20% соответственно. Несколько иными оказались результаты взвешиваний водяных и прудовых ночниц в Староладовской пещере зимой 1963/64 г.: самцы водяных ночниц потеряли за зиму в среднем около 30% первоначального веса,

## Изменение веса отдельных особей летучих мышей за период зимней спячки

Пол	Дата взвешиваний		Промежуток времени между взвешиваниями, дни	Вес, г		Общая убыль в весе		Среднесуточный убыль в весе			
	первого	второго		началь- ный	конеч- ный	г	%	г	%		
<i>Myotis dasycneme</i>											
♀♀	4	X	11	IV	189	22.45	16.35	6.10	27.2	0.032	0.14
	4	X	11	IV	189	22.15	15.30	6.85	30.9	0.036	0.16
	4	X	11	IV	189	21.50	15.50	6.00	27.9	0.032	0.15
	4	X	11	IV	189	21.75	16.70	5.05	23.3	0.027	0.12
	13	X	17	IV	188	21.55	16.50	5.05	23.4	0.027	0.12
	13	X	17	IV	188	19.45	14.80	4.65	23.9	0.025	0.13
	27	X	19	IV	175	19.95	16.10	3.85	19.3	0.022	0.11
	30	X	11	V	182	19.60	14.65	4.95	25.2	0.027	0.14
	30	X	11	V	182	17.50	13.50	4.00	22.8	0.022	0.13
	♂♂	4	X	11	V	189	22.15	15.45	6.70	30.2	0.035
4		X	11	V	189	22.20	15.15	7.05	31.7	0.037	0.17
4		X	11	V	189	22.20	14.30	7.90	35.6	0.042	0.19
4		X	11	V	189	19.35	14.20	6.15	31.8	0.032	0.16
6		X	17	IV	195	18.85	14.40	4.45	23.6	0.023	0.12
27		X	14	V	200	21.10	14.60	6.50	30.6	0.032	0.15
<i>Myotis daubentoni</i>											
♀♀	4	X	11	IV	189	13.60	8.90	4.70	34.5	0.025	0.18
	4	X	11	IV	189	13.30	9.75	3.55	26.7	0.019	0.14
	4	X	11	IV	189	13.20	8.70	4.50	34.0	0.024	0.18
	4	X	11	IV	189	13.00	9.55	3.45	26.5	0.018	0.14
	4	X	11	IV	189	12.10	8.60	3.50	28.9	0.018	0.15
	4	X	11	IV	189	11.90	8.35	3.55	29.8	0.019	0.16
	6	X	17	IV	195	11.10	8.00	3.10	27.9	0.016	0.14
	27	X	19	IV	175	11.80	8.40	3.40	28.8	0.019	0.16
♂♂	4	X	11	IV	198	12.60	7.90	4.70	37.3	0.025	0.20
	4	X	11	IV	189	11.70	7.35	4.35	37.2	0.023	0.20
	4	X	11	IV	189	11.50	7.45	4.05	35.2	0.021	0.18
	4	X	11	IV	189	9.35	7.40	1.95	20.8	0.010	0.11
	27	X	19	IV	175	11.40	7.90	3.50	30.7	0.020	0.17
	27	X	19	IV	175	9.60	7.10	2.50	25.8	0.014	0.15
<i>Myotis mystacinus</i>											
♀	6	X	17	IV	194	9.45	7.10	2.35	24.8	0.018	0.13
♂♂	27	X	19	IV	175	9.45	6.10	3.35	35.4	0.019	0.20
	6	XI	11	IV	156	6.20	5.25	0.95	15.3	0.006	0.10
<i>Plecotus auritus</i>											
♀♀	6	XI	11	IV	156	11.45	7.90	3.55	31.0	0.023	0.20
	6	XI	11	IV	156	10.75	7.95	2.80	35.2	0.018	0.17
	6	XI	11	IV	156	10.60	7.55	3.05	28.7	0.019	0.18
	11	XI	23	IV	164	10.00	8.00	2.00	20.0	0.012	0.12
	11	XI	23	IV	164	9.40	7.35	2.05	21.7	0.012	0.13
♂♂	27	XI	30	IV	183	10.45	7.00	3.45	33.0	0.019	0.18
	6	XI	11	IV	156	10.35	7.15	3.20	30.8	0.020	0.19
	6	XI	11	IV	156	9.85	7.50	3.35	23.8	0.015	0.15
	6	XI	11	IV	156	8.75	7.00	1.75	20.0	0.011	0.13

самки — 27; у прудовых же ночниц в отличие от предыдущих лет убыль веса самцов и самок оказалась одинаковой и почти совпадала с таковой у предыдущего вида (27%).

Самцы обычно теряют за зиму больше веса, чем самки, ко времени весеннего вылета разница в весе между полами может достигать 15%. Высказываются предположения, что бо́льшая убыль веса у самцов может быть связана с их большей активностью во время спячки (Pearson a. oth., 1952; Krzanowski, 1961).

Общий ход изменения веса летучих мышей с осени до весны, выраженный в процентах к первоначальному весу, графически изображен на рис. 10. Для примера выбрана водяная ночница, по изменению веса которой собрано наибольшее количество материала. Обращает на себя внимание неравномерность темпов убыли веса в ходе спячки: наибольшая убыль как в процентном, так и в абсолютном выражении приходится на первую половину зимы; в дальнейшем каждое последующее взвешивание животных обычно показывало несколько меньшую убыль веса, чем в предыдущий период. Только в весеннее время, непосредственно предшествующее вылету летучих мышей из пещеры, у некоторых особей вновь наблюда-

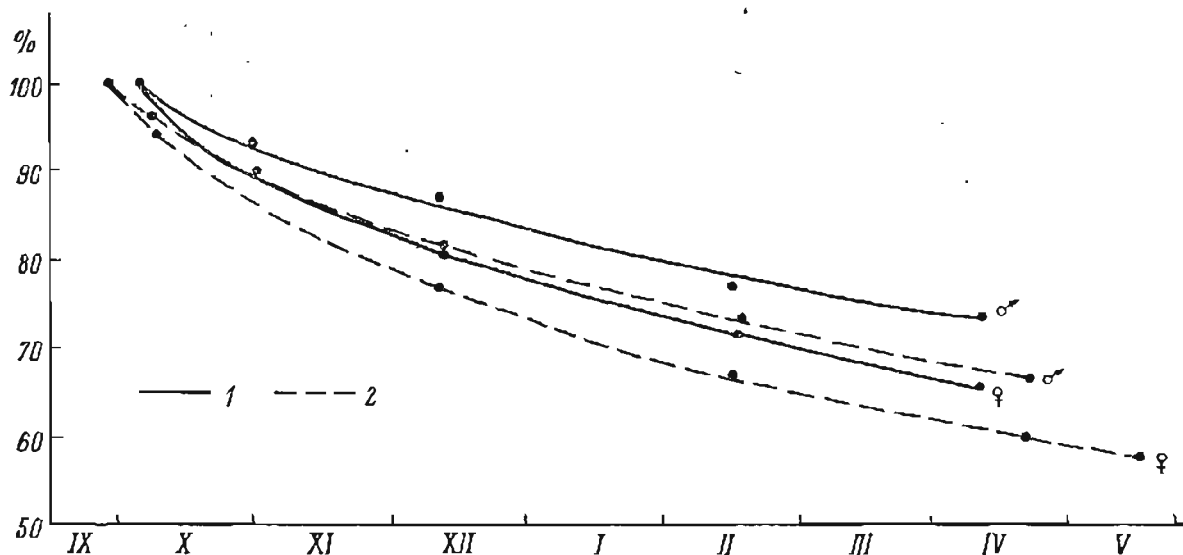


Рис. 10. Относительное падение среднего веса водяных ночниц (*Myotis daubentonii*) за время зимней спячки.

1 — зима 1955/56 г., 2 — зима 1962/63 г.

ется более интенсивное снижение веса, что объясняется, вероятно, возрастанием их активности. Это явление хорошо подтверждается также и результатами многократных (более двух раз) взвешиваний одних и тех же окольцованных животных (рис. 11).

Резкое снижение веса летучих мышей в первую половину зимы связывается некоторыми авторами (Gruet a. Dufour, 1949; Twente, 1955) с постепенным снижением температуры убежищ в ходе зимы. Нам представляется, однако, что одних изменений в температурных условиях зимовки недостаточно для объяснения этого явления, так как микроклиматические условия в глубине больших пещер Ленинградской обл. мало меняются с осени до весны.

Средние показатели динамики веса летучих мышей не отражают полностью всю сложность имеющейся в действительности картины, так как вес животных подвержен широкой индивидуальной изменчивости. Особенно резко это явление заметно в начале зимней спячки: минимальный осенний вес зверьков может почти в два раза уступать максимальному и приближаться к среднему весу животных данного вида и пола весной, перед окончанием спячки (табл. 17). Убыль веса у отдельных особей летучих мышей за равные промежутки времени может отличаться в два и даже

более раза у зверьков одного вида и пола. Груэ и Дюфур (Gruet a. Du-four, 1949) утверждают, что характер падения веса животных зависит от их обеспеченности запасами жира. Однако доказательств этому утверждению почти не приводят.

Вопрос о возможной связи между характером снижения веса и обеспеченностью запасами жира представляет большой интерес. Поэтому мы решили проверить предположение французских исследователей, используя данные, полученные при двукратных взвешиваниях тех же особей летучих мышей трех видов. Для сравнения брались только особи, взвешенные примерно в одно и то же время (для соизмеримости исходного

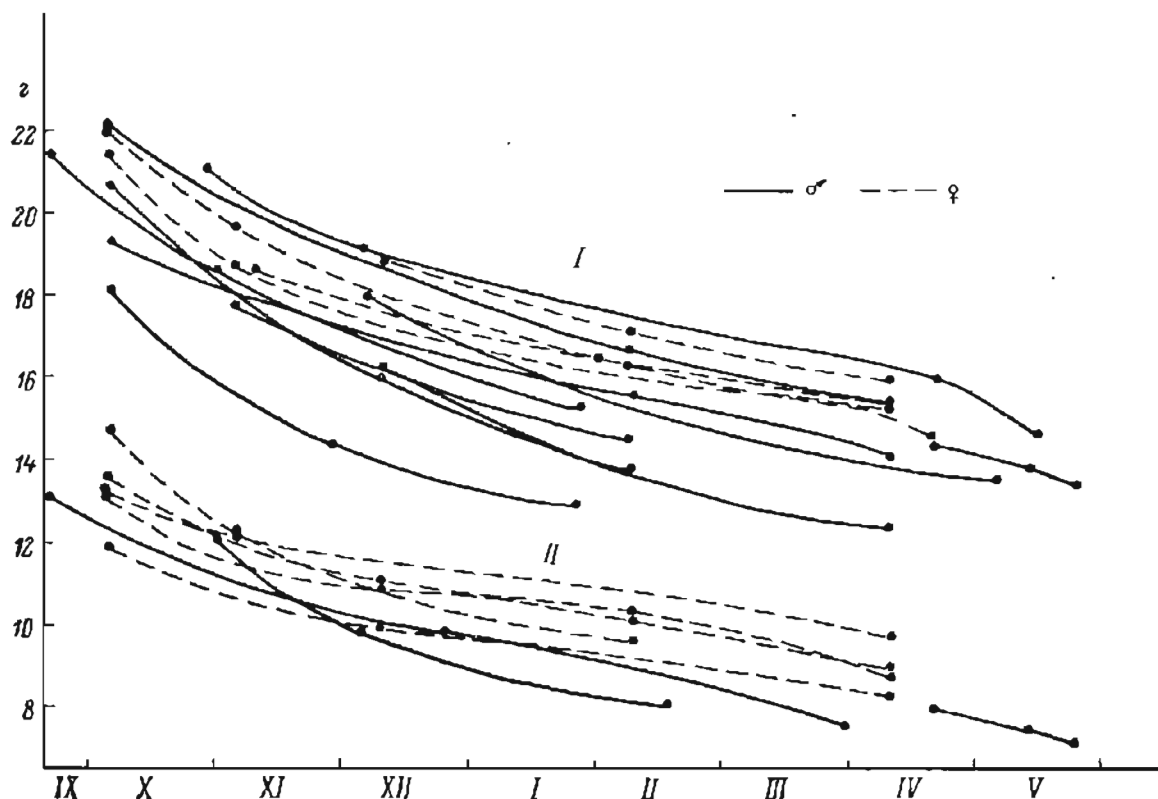


Рис. 11. Абсолютная убыль веса отдельных многократно взвешенных особей ночниц во время сна.

I — *Myotis dasycneme*, II — *M. daubentonii*.

веса). При расчетах мы условно принимали, что колебания в весе у летучих мышей определяются только количеством накопленного жира, а не разницей в размерах.

На материале 2 видов — ушанов и прудовых ночниц — мы пытались непосредственно сравнить убыль веса у тяжелых и легких зверьков. Так как подобрать достаточно данных по изменению веса зверьков одного пола не было возможности, в каждую из сравниваемых групп животных включалось равное количество самцов и самок. Сравнивался средний исходный вес животных каждой группы, в одну из которых вошли более легкие зверьки, а в другую — тяжелые, и соответствующая средняя убыль веса в абсолютном и относительном выражении (табл. 19). Расчеты показали, что среди ушанов более жирные (тяжелые) зверьки действительно теряют в весе относительно больше, чем менее жирные (легкие), у прудовых же ночниц указанная разница оказалась недостоверной.

Практически не дала результатов попытка установить интересующую нас закономерность с помощью сравнения коэффициента вариации веса

## Абсолютная и относительная убыль веса у летучих мышей разного исходного веса

Вид	№ группы	Вес, г	Средний вес, г	n	Абсолютная потеря веса в сутки				Относительная потеря веса в сутки			
					$\bar{X}$	$\bar{X}_2 - \bar{X}_1$	t	P	$\bar{X}$	$\bar{X}_2 - \bar{X}_1$	t	P
<i>Plecotus auritus</i>	{ 1 2	7.85—9.85 10.05—11.70	9.1 10.6	17 17	0.015 0.022	{ 0.007 ± 0.0015	4.7	0.01	0.0167 0.204	{ 0.037 ± 0.0014	2.6	0.01
<i>Myotis dasycneme</i>	{ 1 2	14.65—17.80 17.85—21.25	16.9 18.9	14 13	0.023 0.029	{ 0.006 ± 0.0023	2.6	0.02	0.138 0.154	{ 0.016 ± 0.0012	1.3	0.20

## Изменение коэффициента вариации (Cv) веса летучих мышей во время зимней спячки

Пол	Дата взвешивания	n	$\bar{X}$	$\sigma$	Cv, %	Дата взвешивания	n	$\bar{X}$	$\sigma$	Cv, %	Дата взвешивания	n	$\bar{X}$	$\sigma$	Cv, %
-----	------------------	---	-----------	----------	-------	------------------	---	-----------	----------	-------	------------------	---	-----------	----------	-------

*Myotis daubentonii*

♀	—	—	—	—	—	10 XII 1954	25	9.75	1.41	14.5	14 IV 1955	28	8.6	0.78	9
♀	5 XI 1962	24	11.5	0.86	7.5	10 XII 1962	22	10.9	1.06	9.7	11 IV 1963	30	9.1	0.61	6.5
♂	3 X 1962	20	11.9	1.02	8.8	—	—	—	—	—	11 IV 1963	33	7.7	0.49	6.3
♀	10 X 1963	30	11.4	0.80	7.0	15 XII 1963	33	10.0	1.30	13.0	17 IV 1964	36	8.3	0.69	8.3

*Myotis dasycneme*

♂	4 X 1962	23	21.2	1.45	6.8	—	—	—	—	—	11 IV 1963	22	15.6	1.18	7.5
♂	10 X 1963	23	18.9	1.60	8.5	15 XII 1963	45	16.1	1.20	7.4	17 IV 1964	22	13.7	0.71	5.2
♀	—	—	—	—	—	15 XII 1963	24	18.3	1.55	8.5	17 IV 1964	20	15.0	1.70	11.3

летучих мышей в начале и конце зимней спячки. Естественно ожидать, что если более жирные с осени особи данного вида и пола теряют в весе относительно больше, чем менее упитанные, то к концу спячки имевшаяся разница в их весе должна значительно уменьшиться, и, соответственно, коэффициент вариации весной должен быть меньше такового осенью. Для сравнения были использованы только те данные, которые были получены на основании более чем 20 взвешиваний.

Представленные в табл. 20 цифры показывают, что значительное снижение коэффициента вариации наблюдалось только в двух случаях, между декабрем и апрелем 1954/55 и 1963/64 гг., у самок водяных ночниц. В других случаях при том же или несколько меньшем количестве взвешиваний животных колебания коэффициента вариации были незначительны и носили незакономерный характер; наибольшее значение его приходилось чаще на середину зимы (декабрь). Очевидно, для получения достоверных результатов необходимо работать с более массовым и однородным материалом, чем тот, которым мы располагали.

### ЕСТЕСТВЕННАЯ ГИБЕЛЬ ЛЕТУЧИХ МЫШЕЙ ВО ВРЕМЯ ЗИМНЕЙ СПЯЧКИ

Естественная гибель летучих мышей во время зимней спячки в пещерах-штольнях Ленинградской обл. представляет нечастое явление. В небольших количествах мы находили трупы животных только в затопленных частях Саблинских, и, особенно, Староладожских пещер. Очевидно, зверьки попадают в воду в сонном состоянии и, не успев проснуться, намокают и гибнут (в активном состоянии летучие мыши обладают большой плавучестью и легко выбираются из воды).

Нападений на летучих мышей хищников наблюдать нам не приходилось. Почти нет указаний на гибель зимующих рукокрылых от хищников и в литературе (Manville, 1963).

Слабая упитанность части летучих мышей уже в начале спячки заставляет предполагать, что они должны погибать в ходе зимовки от истощения. Однако достоверных фактов голодной смерти в зимних убежищах мало. Все семь известных случаев такого рода отмечены в пещерах в конце зимы (март—апрель); погибшие животные — все ушаны — обычно оставались на тех же местах, где их застала смерть, и от живых особей их можно было отличить только по полураспущенным крыльям и ушам. Возможно, что какая-то часть трупов летучих мышей, которые мы находили в затопленных частях пещер, принадлежала ослабевшим от истощения или утонувшим уже после смерти зверькам.

Весьма вероятно, что значительный отход у перезимовавших летучих мышей может происходить уже после вылета из зимних убежищ. К концу спячки большинство рукокрылых не полностью расходует свои энергетические запасы. По данным Бира и Ричардса (Beer a. Richards, 1956), у североамериканских кожанов *Eptesicus fuscus* к моменту вылета из зимних убежищ в среднем еще сохраняется 10% резервного жира. По нашим наблюдениям, наряду с хорошо упитанными зверьками (вес подкожного и внутреннего жира иногда составляет до 15—20% веса тела) весной в значительном числе встречаются и сильно истощенные особи. Эти последние легко могут погибнуть от голода в условиях холодной и затяжной весны. Несколько раз нам доставляли в весеннее время из окрестностей Ленинграда еще живых, но настолько ослабевших зверьков (водяная ночница, ушан), что они были неспособны к полету, холодны на ощупь и спокойно позволяли брать себя в руки.

В глубоких подземельях холод зимующим летучим мышам не угрожает, хотя в пещерах нам неоднократно приходилось встречать животных со следами обморожения на ушах и перепонках. В небольших же, сильно

промерзающих пещерах и убежищах иного типа, в которых иногда зимуют летучие мыши на севере (Стрелков, 1958), мороз может оказывать сильное влияние на исход зимовки.

Действие на летучих мышей низкой температуры еще не вполне ясно. Представляется сомнительным, что животные в естественной обстановке могут находиться в неустойчивом состоянии переохлаждения, полученном в экспериментальных условиях (Калабухов, 1933, 1935). По-видимому, рукокрылые, как и другие впадающие в спячку млекопитающие (Kauser, 1961), могут под действием холода резко повышать обмен веществ и «подогреваясь изнутри», активно противодействовать дальнейшему охлаждению организма; многие из них при этом полностью просыпаются.<sup>4</sup>

Зимующим в пещерах видам рукокрылых свойственна разная чувствительность к холоду; наиболее выносливыми из них следует считать ушанов и северных кожанков. Непосредственная гибель здоровых, хорошо упитанных летучих мышей от замерзания (по крайней мере двух последних видов) наступает лишь при температуре порядка  $-8-10^{\circ}$  и ниже. Тем не менее гибельным может быть и значительно меньшее, но длительное охлаждение зимнего убежища ниже  $0^{\circ}$ . В этом случае главную опасность для летучих мышей представляет не прямое, а косвенное действие мороза, вызывающее повышенный расход энергетических запасов организма, затрачиваемый на согревание.

Все живые зверьки или свежие трупы животных, обнаруженные нами в мало защищенных от мороза убежищах, всегда оказывались сильно исхудавшими и совершенно лишенными запасов жира. Такой же результат имело и искусственное содержание летучих мышей в условиях низкой температуры. Зимой 1954/55 г. клетка с животными 3 видов, добытых в Саблинской пещере, была установлена в подвале городского дома. Влажность помещения была постоянно высокой, температура воздуха колебалась от  $4.5$  до  $-6.5^{\circ}$ . Случаев замерзания животных не отмечалось ни разу, однако к концу наблюдений все летучие мыши погибли, имея признаки острого истощения, трупы умерших нередко оказывались частично обглоданными оставшимися в живых зверьками. Время, прожитое в этих условиях летучими мышами разных видов, заметно отличалось (табл. 21): быстрее всех погибли ушатые ночницы, дольше всех продержались северные кожанки, хотя температура помещения, в котором они содержались, в течение 70 дней опускалась ниже  $0$ , в том числе в течение 20 дней — ниже  $-4^{\circ}$ .

Т а б л и ц а 21

Различная выживаемость летучих мышей, содержавшихся в подвале при температуре от  $4.5$  до  $-6.5^{\circ}$

Вид	Число особей	Время, прожитое животными в условиях опыта, дни		
		среднее	максимум	минимум
<i>Myotis mystacinus</i> . . . .	4	16	27	12
<i>Plecotus auritus</i> . . . .	5	41	47	42 (26)
<i>Eptesicus nilssoni</i> . . . .	3	90	98	78

Значительно дольше других видов прожили северные кожанки в условиях непостоянного микроклимата чердачного помещения, где они погибли от мороза лишь на вторые сутки после того, как температура опустилась до  $-10^{\circ}$ ; за несколько часов до смерти все три кожанка бодрствовали.

<sup>4</sup> Интересные данные по этому вопросу см. в работе Девиса и Райта (Davis a. Reite, 1967).



На удивительную выносливость северных кожанков указывает следующий необычный случай. Зимой мы получили по почте бандероль с летучими мышами, из которых все ушаны успели погибнуть и разложиться, северный же кожанок оказался сильно истощенным, но живым. В другом случае привезенный из пещеры кожанок полностью отказывался от пищи, но тем не менее прожил при температуре 17—18° со 2 X до 25 XII, т. е. 84 дня.

Наибольшую опасность для зимующих в пещерах летучих мышей представляют частые посещения подземелий людьми. Если не будут приняты меры, ограничивающие доступ сюда посетителей, массовые зимовки летучих мышей в пещерах-штольнях Ленинградской обл. вскоре прекратятся.

### ВЫВОДЫ

Исследовалась биология зимней спячки 6 видов летучих мышей: прудовых ночниц (*Myotis dasycneme*), водяных ночниц (*M. daubentoni*), усатых ночниц (*M. mystacinus*), ночниц Наттерера (*M. nattereri*), ушанов (*Plecotus auritus*) и северных кожанков (*Eptesicus nilssonii*).

1. В условиях Ленинградской обл. водяные, усатые и прудовые ночницы переселяются в зимние убежища с конца сентября до конца октября; последний вид, по-видимому, несколько запаздывает по сравнению с двумя первыми. Ушаны и северные кожанки уходят на зимовку позднее, с середины октября до конца ноября. В отличие от других видов ночниц не ранее начала—середины ноября появляются в зимних убежищах ночницы Наттерера. В пределах указанных сроков время массового ухода на зимовку (пик прилета) может несколько меняться в разные годы.

Как правило, у ночниц первыми начинают переселяться в зимние убежища половозрелые самки, позднее преобладают молодые самки и самцы. Животные влетают в пещеры только ночью, поодиночке или небольшими группами особей одного или разных видов. Желудки вскрытых в момент ухода на зимовку зверьков оказывались всегда пустыми.

2. В зимнее время сколько-нибудь значительного поступления в зимние убежища новых особей летучих мышей не наблюдается. К середине—концу ноября не менее 90% всех зимующих особей уже находится в пещерах и только 10% животных, преимущественно ушанов и северных кожанков, появляется в последующие месяцы (рис. 4).

3. Зимний сон летучих мышей нормально прерывается краткими периодами бодрствования. Частота пробуждений (активность) у разных видов оказалась неодинаковой: между ноябрем—мартом 1959/60 г., например, за одну неделю в среднем просыпалось около 30% всех находившихся под наблюдением ушанов и только около 20% усатых ночниц и ночниц Наттерера. Средняя продолжительность непрерывного сна у ушанов была равна примерно 3 неделям, у обоих видов ночниц — 4. Очень велики также индивидуальные различия в продолжительности непрерывного сна (от нескольких суток до нескольких месяцев).

В течение зимы частота пробуждений летучих мышей подвержена сильным колебаниям (рис. 7—8). Достоверная обратная связь была установлена между колебаниями активности ушанов и изменением барометрического давления: подъемы давления совпадали с уменьшением числа проснувшихся животных, падение давления увеличивало их число. Влияние этого фактора на активность ночниц доказать не удалось.

4. Весеннему вылету летучих мышей из зимних убежищ предшествует быстрое нарастание активности животных: резко увеличиваются частота пробуждений и, видимо, продолжительность времени бодрствования зверьков, наблюдаются настойчивые и частые их подлеты к выходам

из подземелий, а иногда и кратковременные вылеты наружу. Сроки начала всех этих явлений не меняются год от года и, очевидно, не зависят от хода весны. Поэтому мы предполагаем, что указанные изменения в поведении летучих мышей есть проявление свойственного им сезонного ритма и обусловлены не внешними, а внутренними факторами.

Подъем весенней активности летучих мышей создает лишь возможность их массового вылета из пещер и свидетельствует об их готовности к нему. Время же собственно вылета, т. е. реализация этой возможности, зависит от конкретных погодных условий.

Ушаны начинают покидать зимние убежища с конца марта—начала апреля и полностью заканчивают вылет к концу апреля. До середины—конца этого месяца оставляют пещеры и северные кожанки. Вылет всех четырех видов ночниц начинается не ранее второй половины апреля и продолжается до середины—конца мая. Дольше других ночниц (вплоть до начала июня) обычно задерживаются на местах зимовок усатые ночницы.

В наших условиях средняя продолжительность зимней спячки ушанов и северных кожанков равна 5.0—6.0 мес., усатых прудовых и водяных ночниц — 6.5—7.5 мес., нередко 8.0 мес.

Вылетают летучие мыши из пещер только ночью, поодиночке или небольшими группами из двух-трех особей. Первыми, во всяком случае у ночниц, покидают зимние убежища половозрелые самки.

5. В условиях Ленинградской области подавляющее большинство самок ушанов, усатых, водяных и, в меньшей степени, прудовых ночниц уходит на зимовку не осемененными. С осени до весны количество спарившихся животных возрастает, и ко времени вылета из пещер практически у 100% самок в половых путях обнаруживаются сперматозоиды. Таким образом, спаривание зимующих в пещерах летучих мышей происходит преимущественно после переселения в зимние убежища и до вылета из них. В условиях севера периодом спаривания исследованных видов следует считать не осенний, а преимущественно зимне-весенний сезон.

6. Вес летучих мышей ко времени ухода на зимовку достигает годового максимума. Наблюдается значительная, достигающая 25%, разница в среднем осеннем весе животных одного и того же вида в разные годы. Вес самцов и самок летучих мышей примерно одинаков только в момент переселения в зимние убежища; с началом спячки средний вес самок начинает превышать таковой самцов, и эта разница, постепенно возрастающая, может достигать к концу зимовки 15%. Снижение веса у животных происходит неравномерно: в первую половину зимы его темпы выше, чем во вторую (рис. 10—11).

Средние цифры убыли веса животных за весь период спячки неодинаковы в разные годы и меняются в пределах от 25 до 40% первоначального веса у самцов и от 20 до 35% первоначального веса у самок. Отмечены большие видовые и индивидуальные различия в убыли веса за равные промежутки времени.

7. Естественная гибель летучих мышей во время зимней спячки в пещерах незначительна. В небольшом количестве животные ежегодно тонут в залитых водой частях подземелий; гибель зверьков от истощения к концу зимовки достаточно редка.

Кратковременное снижение температуры зимнего убежища до  $-4^{\circ}$ — $-6^{\circ}$  обычно не вызывает смерти летучих мышей от замерзания. Однако длительное пребывание при отрицательных температурах приводит к преждевременному истощению запасов жира и гибели зверьков. Наиболее выносливым видом к холоду и длительному голоданию следует считать северных кожанков.

# ЛИТЕРАТУРА

- Абеленцев В. И., И. Г. Підопличко, Б. М. Попов. 1956. Фауна України, I. Ссавці, I. Київ : 1—466.
- Кайгородов Д. 1917. Календарь Петроградской весны. Изд. Суворина, Пгр.
- Калабухов Н. И. 1933. Анабиоз у животных при температурах ниже 0°. I. Действие низких температур на летучих мышей. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, отд. биол., 42, 2 : 243—255.
- Калабухов Н. И. 1935. Анабиоз у животных при температуре ниже 0°. II. Условия переохлаждения организма животных. Зоол. журн., 14, 1 : 97—111.
- Калабухов Н. И. 1956. Спячка животных. Изд. 3-е. Изд. АН УССР, Харьков : 1—265.
- Липг Х. И. 1953. Материалы по фауне летучих мышей в Эстонской ССР. Юбилейный сб. общ. естествоиспыт. при АН ЭстССР, Таллин : 293—311.
- Плохинский Н. А. 1961. Биометрия. Изд. Сиб. АН СССР, Новосибирск : 1—384.
- Попугаева А. Г., А. Д. Слоним. 1953. Суточный ритм теплопродукции у летучих мышей во время зимней спячки. В сб.: Опыт изуч. регуляции физиол. функций, 2, Изд. АН СССР, М.—Л. : 155—196.
- Поотс Л. К. 1956. О зимовке летучих мышей в Эстонской ССР. Ежегодн. Общ. естествоиспыт. при АН ЭстССР, 49 : 219—224.
- Слоним А. Д. 1961. Основы общей экологической физиологии млекопитающих. Изд. АН СССР, М.—Л. : 1—430.
- Стрелков П. П. 1958. Материалы по зимовкам летучих мышей в европейской части СССР. Тр. ЗИН АН СССР, 25 : 255—303.
- Стрелков П. П. (Strelkov P. P.). 1962. The Peculiarities of Reproduction in Bats (*Vespertilionidae*) near the northern border of their distribution. Symposium Theriologikum. Brno: 306—312.
- Anciaux F. 1948. Quelques particularités physiologique et ethologiques des Chiroptères. Bull. Mus. Hist. nat. Belg., 31 : 222—231.
- Beer J. R. 1955. Survival and movements on banded big brown bats. J. Mammal., 36 : 242—248.
- Beer J. R. a. A. G. Richards. 1956. Hibernation of the Big Brown Bat. J. Mammal., 37, 1 : 31—42.
- Bels L. 1952. Fifteen years of bat banding in the Netherlands. Publ. natuurh. Genoot. Limburg, 5 : 1—99.
- Burbank R. C. a. J. L. Young. 1934. Temperature changes and wintersleep of bats. J. Physiol. London, 82 : 459.
- Cockrum E. L. 1955. Reproduction in north american bats. Trans. Kansas Acad. Sci. 58, 4 : 487—511.
- Davis W. H. 1964. Winter awakening patterns in the bats *Myotis lucifugus* and *Pipistrellus subflavus*. J. Mammal., 45, 4 : 645—647.
- Davis W. H. a. O. B. Reite. 1967. Responses of bats from temperature regions to changes in ambient temperature. Biol. Bull., 132, 3 : 320—328.
- Egsbaek W. a. B. Jensen. 1963. Results of bat banding in Denmark. Vidensk. Medd. Dansk naturh. Foren. Kobenhavn, 125 : 269—296.
- Eisentraut M. 1934. Der Winterschlaf der Fledermäuse mit besonderer Berücksichtigung der Wärmeregulation. Z. Morphol. Ökol. Tiere, 29, 2 : 231—267.
- Eisentraut M. 1937. Die deutschen Fledermäuse, eine biologische Studie. Leipzig : 1—184.
- Eisentraut M. 1957. Aus dem Leben der Fledermäuse und Flughunde. Fischer-Verlag, Jena : 1—175.
- Folk G. E. 1940a. Shift of Population among hibernating Bats. J. Mammal., 21, 3 : 306—315.
- Folk G. E. 1940b. The longevity of sperm in female bats. Anat. Record Philadelphia, 76, 1 : 103—108.
- Folk G. E. 1957. Twenty-four hour rhythms of mammals in a cold environment. Amer. Naturalist, 91 : 153—166.
- Folk G. E. 1960. Day-night rhythmus and Hibernation. Bull. Mus. Compar. Zool., 124 : 207—231.
- Gaisler J. a. M. Nevrlý. 1961. The use of colored Bands in investigating bats. Věst. Českosl. společ. zool., 25, 2 : 135—141.
- Griffin D. R. 1940. Notes on the life histories of New England cave bats. J. Mammal., 21, 2 : 181—187.
- Gruet D. M. a. Y. Dufour. 1949. Etude sur les chauves-souris troglodytes du Maine et Loire. Mammalia, 13 : 69—75; 138—143.
- Guthrie M. J. 1933. Notes on the seasonal movements and habits of some cave bats. J. Mammal., 14 : 1—19.
- Hahn W. L. 1908. Some habits and sensory adaptation of cave-inhabiting bats. Biol. Bull., 15 : 135—193.

- Hanák V., J. Gaisler. 1959. Ekologické poznámky k zimování netopýrů. Časop. Národn. musea. přírod., 78 : 17—26.
- Hanus K. 1959. Body temperatures and metabolism in bats at different environmental temperatures. Physiol. Bohemo-Slovenice, 8, 3 : 250—259.
- Hartman C. G., 1933. On the survival of spermatozoa in the female genital tract of Bat. Quart. Rev. Biol., 8 : 185—193.
- Hesket G. E. 1951. Ringing bats in Derbyshire. Naturalist, 839 : 177—181.
- Hock R. J. 1951. The metabolic rates and body temperature of bats. Biol. Bull., 101 : 289—299.
- Kayser Ch. 1940. Les échanges respiratoires des hibernants. 3-e partie: Echanges respiratoires des pibernants à l'état de sommeil hivernal. Ann. Physiol., 16 : 128—221.
- Kayser Ch. 1961. The physiology of natural hibernation. Oxford—London—New York—Paris : 1—380.
- Kolb A. 1950. Beiträge zur Biologie einheimischer Fledermäuse. Zool. Jahrb., Abt. Syst., 78 : 547—572.
- Krzanowski A. 1959. Some major aspects of population turnover in wintering Bats. Acta theriol., 3, 3 : 27—42.
- Krzanowski A. 1961. Weight dynamics of bats wintering in the cave at Pulawy (Poland). Acta theriol., 4, 13 : 249—264.
- Mahaley M. S. 1954. Experimental evidence on the body temperatures of hibernating bats. J. Elisha Mitchel Sci. Soc., 70 : 122—123.
- Manville R. H. 1963. Accidental mortality in bats. J. Mammal., 27 : 361—366.
- Matthews L. H. 1952. British mammals. London : 1—410.
- Menaker M. 1959. Endogenous rhythms of body temperature in hibernating bats. Nature (England), 184, 4694 : 1251—1252.
- Mohr C. E. 1932. The seasonal distribution of bats in Pennsylvania. Proc. Pennsylvania Acad. Sci., 6 : 189—194.
- Muir T. a. E. Polder. 1960. Notes on hibernation bats in Pennsylvania. Proc. Pennsylvania Acad. Sci., 6 : 189—194.
- Mumford R. E. 1958. Population turnover in wintering bats in Indiana. J. Mammal., 39 : 253—261.
- Natuschke G. 1960. Heimische Flädermäuse. Wittenberg—Luthersstadt : 1—146.
- Nevrly M. 1963. Zimoviště netopýrů v Jizerstých horách. Severočeské Mus. přízodověd. odd. Liberec : 1—46.
- Nieuwenhoven van. P. J. 1956. Ecological observations in a hibernation-quarter of cave-dwelling bats in south Limburg. Publ. natuurh. Genoot. Limburg, 9 : 1—57.
- Pearson O. P., M. R. Coford a. A. K. Pearson. 1952. Reproduction of the lump-nosed bat (*Corynorhinus rafinesque*) in California. J. Mammal., 33 : 273—320.
- Reeder W. a. R. B. Cowles. 1951. Aspects of thermoregulation in bats. J. Mammal., 32 : 389—403.
- Rice D. W. 1957. Life history and ecology of *Myotis austroriparius* in Florida. J. Mammal., 38, 3 : 15—32.
- Sluiter J. W. 1961. Abrasion of teeth in connection with age in the bat *Myotis myotis*. Proc. Koninkl. nederl. akan. wet. C, 64, 3 : 424—434.
- Sluiter J. W. 1954. Sexual maturity in bats of the Genus *Myotis*. II. Females of *M. mystacinus* and supplementary data on females of *M. myotis* and *M. emarginatus*. Proc. Kon. Nederlands. Akad. Wet. Amsterdam, 57, 5 : 696—700.
- Twente J. W. 1955. Some aspects of habit selection and other behaviour of cavern-dwelling bats. Ecology, 36, 4 : 706—732.
- Verschuren J. 1949. L'activité et les déplacements hivernaux des Chiroptères en Belgique. Bull. Inst. roy. sci. nat. Belgique, 25, 3 : 1—7.
- Vesey-Fitzgerald B. 1949. British bats. London : 1—60.
- Wimsatt W. A., 1960. Some problems of reproduction in relation to hibernation in bats. Bull. Mus. Compar. Zool., 124 : 249—271.

УДК 597.553

Сравнительно-морфологическое описание некоторых видов рода *Salvelinus* (Nilsson) Richardson. Шапошникова Г. Х. В сб.: Морфология и экология позвоночных. 1971. Изд-во «Наука», Ленингр. отд., Л. 4—29.

Гольцы р. *Salvelinus* широко распространены в северных водоемах Европы, Азии и Америки, тем не менее этот род еще слабо изучен. На примере других лососевых было доказано, что наиболее надежным критерием для диагностики отдельных видов могут служить остеологические данные. В статье дается подробное описание скелета нескольких представителей р. *Salvelinus*, на основании чего высказываются некоторые соображения относительно внутривидовой систематики этой группы. Между гольцом и мальмой имеются остеологические различия, но значительно сильнее от этих двух условных видов отличается южная мальма — *S. malma krascheninnikovi*, на которую следует обратить особое внимание. Все озерные гольцы, видимо, произошли от проходного *S. alpinus* и, возможно, некоторые далеко отошли от своих предков, но большинство из них следует считать лишь подвидами, а *S. jacticus* — карликовой формой этого вида. *S. leucomaenis* — хорошо различимый вид. Илл. — 13, табл. — 4, библи. — 54 назв.

УДК 597.585 : (265/266)

Изменчивость пластических признаков у тихоокеанского клявача *Sebastodes alutus* (Gibbert) и некоторые соображения относительно внутривидовой систематики рыб. Барсуков В. В. В сб.: Морфология и экология позвоночных. 1971. Изд-во «Наука», Ленингр. отд., Л. 30—46.

Измерения тихоокеанского клявача, произведенные по схеме Филлипса (Phillips, 1957), в общем не противоречат ранее выделенным (Барсуков, 1964) в основном по другим признакам азиатского и американского подвидам *Sebastodes alutus*, а также включению *Sebastes (Acutomentum) paucispinosus* Matsubara 1943 в азиатский подвид *Sebastodes alutus paucispinosus* (Matsubara). Однако в данной работе, как и при других подобных исследованиях, не учитываются многие факторы, такие, как сезонная и многолетняя изменчивость пластических признаков, неоднородность в распределении, поведении, естественной смертности и успешности вылова одноразмерных особей с разными пластическими признаками и т. д. Разработка систематики мелких таксонов требует включения немногих основных отличительных

признаков близких видов, подвидам и т. п. подразделений в карточки всех полевых анализов данных рыб. Илл. — 27, библи. — 17 назв.

УДК 597.5 : 591.471.38

Зависимость развития хрящевых элементов черепа костистых рыб от функциональной нагрузки и пищевого режима. Коровня В. М. В сб.: Морфология и экология позвоночных. 1971. Изд-во «Наука», Ленингр. отд., Л. 47—57.

У исследованных представителей сем. *Salmonidae* так же, как и у *Sardinella aurita* Val. (сем. *Clupeidae*), хрящевая ткань черепа проходит все стадии развития и перед замещением ее костью богата межклеточным веществом. Опыты, проведенные с личинками р. *Coregonus*, показали зависимость строения хрящевой ткани от пищевого фактора. При голодании в хрящевой ткани уменьшается в первую очередь количество цитоплазмы и межклеточного вещества. Хрящ голодных личинок имеет вид «клеточного» (Schaffer, 1930). Хрящевая ткань осевого черепа личинок исследованных *Cyprinidae* развивается относительно медленно и перед замещением ее костью богата межклеточным веществом. В развитии хрящевых элементов висцерального черепа у них имеют место гетерохронии — акцелерации и ретардации. Акцелерации связаны с ранней функциональной нагрузкой — экзогенное питание (карп, лещ) и быстрое развитие жаберного аппарата (карп). Раннее функционирование хрящевых элементов висцерального черепа ускоряет процесс его окостенения, и при этом даже выпадает протохондральная стадия развития хрящевой ткани. Ретардации наблюдались в хрящевых элементах жаберных дуг леща как следствие медленного развития всего жаберного аппарата в целом. Из исследованных рыб подобные гетерохронии при развитии хондрокраниума наблюдались только у карповых, что, по-видимому, можно поставить в связь с более высоким уровнем организации. Таким образом, представление о том, что у костистых рыб хрящевая ткань, замещающаяся костью, бедна межклеточным веществом и представляет собой филогенетическую предстadium развития гиалинового хряща наземных позвоночных, неправильно. Если у представителей отдельных систематических групп некоторые хрящевые элементы черепа по тем или иным причинам не проходят протохондральной стадии, то это не характерно для всего их хондрокраниума. При изучении хрящевых моделей надо учитывать их функции в онтогенезе у представителей данного вида и физиологическое состояние организма. Илл. — 26, библи. — 57 назв.

**Морфо-функциональные особенности органов опоры и движения зайцеобразных.** Е. А. Клебакова, Р. С. Полякова и А. С. Соколов. В сб.: Морфология и экология позвоночных. 1971. Изд-во «Наука», Ленингр. отд., Л. 58—120.

В работе рассматривается строение органов движения двух современных семейств отряда зайцеобразных, обитающих на территории СССР, — *Lagomylidae* и *Leporidae*. На 11 видах, относящихся к данному отряду, исследовано строение посткраниального скелета. Детально изучены строение отдельных костей, их форма, размерная характеристика, соотносительные пропорции, микроскопическое строение костей конечностей, топографическая, количественная и, отчасти, структурная характеристика отдельных мускулов и их функциональных групп. При сопоставлении материала использованы математические расчеты с учетом относительного роста животных. Морфологические данные функционально проанализированы в соответствии с экологическими условиями животных, характером их движений. Последние основываются частично на литературных материалах, частично на собственных наблюдениях авторов. Произведенный анализ позволил выявить целый комплекс признаков в строении органов движения, которые могут рассматриваться как адаптивные, сформировавшиеся у зайцев как приспособления к быстрому бегу, а у пищух же отражающие приспособления преимущественно к роющей деятельности, жизни в норах и скальных осыпях и своеобразному характеру свойственных им движений. Адаптивные различия наблюдаются как между группой зайцев и пищух, так и между большинством видов, относящихся к этим семействам. Илл. — 19, табл. — 55, библи. — 30 назв.

УДК 591.471.36/.37.046 : 599.322.2

**Морфо-функциональные особенности строения скелета конечностей белых.** Полякова Р. С. В сб.: Морфология и экология позвоночных. 1971. Изд-во «Наука», Ленингр. отд., Л. 121—151.

В работе рассматривается строение посткраниального скелета сем. белых (*Sciuridae*), обитающих на территории СССР, особенности которого отражают приспособления к условиям их существования. У наземных белых (суслики, сурки) наблюдается удлинение проксимального и укорочение дистального отделов конечностей по сравнению с древесными, что можно рассматривать как приспособление к рытью: увеличение проксимального плеча рычага выгоднее для приложения силы на конце дистального плеча, а укороченные дистальные отделы могут выдерживать большие нагрузки, возникающие при рытье. В ка-

честве приспособлений к наземному образу жизни могут рассматриваться также такие признаки, как увеличение поперечных размеров костей конечностей (особенно на уровне дистальных диафизов), более сильное развитие бугров и гребней, служащих местом прикрепления основных мышца-разгибателей (особенно на локтевом отростке, увеличение расстояния между местом прикрепления мышц и центром суставов, в результате создается лучшая возможность для проявления силы. Для древесных же белых (белки) характерны узкие удлиненные кости конечностей, сглаженный костный рельеф, прикрепление мышц ближе к центрам суставов, что позволяет выполнять движения с меньшей силой, но с большей скоростью при беге, прыжках, лазании, диапазон движения в суставах значительно увеличен по сравнению с наземными белыми. Бурундуки, в основном ведущие наземно-древесный образ жизни, но и довольно интенсивно роющие, обнаруживают в строении костей конечностей смешанные признаки древесных и наземных белых. Илл. — 14, библи. — 14 назв.

УДК 599.322.2 : 591.473

**Функционально-морфологические особенности мускулатуры грудной конечности некоторых белых.** Катинас Г. С., Бодрова Н. А., Скворцова Т. А. и [Е. С. Яковлева]. В сб.: Морфология и экология позвоночных. 1971. Изд-во «Наука», Ленингр. отд., Л. 52—180.

С целью проследить пути преобразования мускулатуры грудной конечности у животных, обладающих различным типом движения, исследовано 10 видов сем. *Sciuridae*. Наличие или отсутствие отдельных мускулов и их обособленных головок не является признаком, характеризующим семейство, а иногда даже и более узкую таксономическую группу. Приспособительная роль утраты или появления отдельных мышц пока не ясна. При отсутствии каких-либо мускулов может наблюдаться их компенсация за счет развития синергистов. Большинство преобразований мускулатуры отчетливо связано с биомеханическими условиями деятельности, что проявляется в различиях величины костно-мышечных рычагов, относительного веса отдельных мышц и целых функциональных мышечных групп и внутреннего строения мускулов. Приспособление мускулатуры к типу локомоции в неодинаковых условиях среды достигается различными путями. В эволюции разных мышц роль указанных способов адаптивных изменений неодинакова. Морфологические признаки, характеризующие внутреннее строение мускулов и наиболее точно отражающие их функциональные качества, различаются у исследованных животных силь-

нее, чем призраки, характеризующие внешние пропорции мышц. Возможно, перестройка мышц в процессе адаптивной радиации начинается с их внутренней структуры и лишь затем распространяется на форму и другие внешние анатомические особенности. Илл. — 11, табл. — 6, библи. — 27 назв.

УДК 599.323.3 : 591.473

**Сравнительная анатомия мышц тазовой конечности родов *Sicista* и *Salpingotus* (к положению подсемейства *Cardiocraniinae* в системе *Dipodidae*). Фокя и И. М. В сб.: Морфология и экология позвоночных. 1971. Изд-во «Наука», Ленингр. отд., Л. 181—197.**

Выяснение отличий в строении мышечных комплексов и отдельных мускулов у представителей *Dipodidae*, падающих на разных уровнях адаптации к рикошетирующему бегу, весьма важно для обоснования системы и выявления филогенетических связей внутри сем. тушканчиков. Результаты анализа анатомии мышц тазовой конечности представителей двух родов *Dipodidae* — *Sicista* (*Zapodinae*) и *Salpingotus* (*Cardiocraniinae*) показали, что для карликовых тушканчиков характерны особенности строения и топографии мышц, свойственные малоспециализированным формам (*Sicista*, *Zapus*). В то же время в мускульной системе органов локомоции *Cardiocraniinae* (*Salpingotus*) весьма отчетливо выступают признаки высокой специализации, как специфические, так и общие с *Allactaginae* и *Dipodinae*. Илл. — 5, библи. — 17 назв.

УДК 599.735.3 : 591.471.3

**Посткраниальный скелет представителей рода *Bison*. Соколов И. И. В сб.: Морфология и экология позвоночных. 1971. Изд-во «Наука», Ленингр. отд., Л. 198—219.**

Если отличия в скелете между родами *Bos* и *Bison* в какой-то мере выяснены, то особенности посткраниального скелета отдельных форм р. *Bison* до последнего времени оставались неизученными. Автор поставил задачей выяснить отличия в пропорциях посткраниального скелета американского степного бизона, беловежского и кавказского зубров, пытаясь увязать их с условиями существования и направлением эволюции отдельных ветвей общего ствола рода. Конечной целью являлось уточнение спорного вопроса о филогенетических отношениях и систематическом положении отдельных представителей р. *Bison*. Материалом послужили 19 скелетов чистокровных беловежских зубров, шесть кавказских и шесть скелетов степного бизона. Все скелеты зубров принадлежали животным исконой вольной популяции зубров, обитавших до первой мировой войны в Беловежской пуще, и вольным зубрам,

жившим в горах западного Кавказа. В скелете зубров и бизонов отчетливо проявляется половой диморфизм. Самки отличаются меньшей величиной, более стройным легким костяком, широким тазом, более короткими остистыми отростками первых грудных позвонков, относительно более длинными метаподиями и пальцами. Основными отличиями скелета зубра от такового у американского степного бизона являются: 1) меньшая величина, 2) более короткая шея, 3) менее высокие остистые отростки первых грудных позвонков, 4) более короткая плоская грудная клетка, 5) длинный, но узкий таз, 6) меньше выраженная пизкозадость, 7) относительно более длинные конечности со сравнительно тонкими трубчатыми костями. Особенности скелета бизона указывают на его эволюцию в направлении приспособления к жизни в условиях открытых степных пространств. Различия в скелете между беловежским и кавказским зубрами менее отчетливы и характеризуют последнего лишь как несколько большеголового, приземистого зверя с более массивными трубчатыми костями. Однако все эти отличия не абсолютны и ограничиваются средними величинами, указывая лишь на определенную тенденцию развития типа. Опровергается установившееся представление о меньшей величине и легкости телосложения кавказского зубра. Расхождение ствола *Bison* на евразийскую и американскую ветви произошло значительно раньше, чем дивергенция линий беловежского и кавказского зубров. Поэтому, по мнению автора, р. *Bison* должен считаться состоящим из двух видов — *B. bison* (бизон) и *B. bonasus* (зубр) и четырех подвидов — *B. bison bison* L. (степной бизон), *B. bison athabascæ* Rhoads (лесной бизон), *B. bonasus bonasus* L. (беловежский зубр) и *B. bonasus caucasicus* Satunin (кавказский зубр). Илл. — 5, табл. — 1, библи. — 53 назв.

УДК 599.742.7 : 591.473

**Работа мышц при разных видах локомоции кошки и приспособительные изменения органов движения в сем. *Felidae*. П. П. Гамбарян, Г. Н. Орловский, Т. Г. Протопопова, Ф. В. Северин и М. Л. Шик. В сб.: Морфология и экология позвоночных. 1971. Изд-во «Наука», Ленингр. отд., Л. 220—239.**

Изучение работы мышц и процесса их приспособительного изменения в связи со специализацией в быстрой наземной локомоции у кошек проводилось, с одной стороны, сравнительноморфологическим методом на 10 представителях сем. *Felidae*, а с другой — экспериментальным исследованием движения домашней кошки. У интактной домашней кошки исследовались кинематика суставов и



ход изменения длин основных мышц задних конечностей на протяжении цикла ходьбы и в фазе опоры перед прыжком на 1.6 м. У меззцефалической кошки изучалась электромиограмма 19 мышц задней конечности на протяжении цикла шага, рыси и галопа. Выяснилось, что с изменением локомоции интенсивность работы мышц возрастает не всегда равномерно и наблюдается смещение времени активности мышц с фазы переноса на фазу опоры. Как по топографии, так и по представлениям ряда физиологов некоторые мышцы — *m. sartorius*, *m. tensor fasciae latae*, *m. biceps femoris pars posterior* — считались сгибателями тазобедренного сустава, т. е. они должны были бы работать в фазе переноса. Если при ходьбе их активное действие примерно совпадает с такими представлениями, то во время галопа они начинают работать в фазе опоры в уступающем режиме. Благодаря этому *m. sartorius* через натяжение *m. gracilis* передает усилие на разгибание тазобедренного сустава, а *m. biceps femoris pars posterior* и *m. tensor fasciae latae* обеспечивают оптимальные условия работы *m. biceps femoris pars anterior*. Специализация в быстром беге у кошек выражается не только в усилении ряда мышц, но и в развитии системы автоматических связей, уменьшающих степени свободы в конечности не только перво-координационным путем, но и их топографией. Илл. — 4, табл. — 2, библи. — 20 назв.

УДК 599.323.4 : 591.486

**Межвидовые различия в величине и строении обонятельных луковиц у некоторых грызунов в связи с их образом жизни.** Поляков Р. С. В сб.: Морфология и экология позвоночных. 1971. Изд-во «Наука», Ленингр. отд., Л. 240—250.

В работе излагаются результаты макро- и микроскопического исследования обонятельных луковиц 4 видов мышевидных грызунов, близких по происхождению, но отличающихся по образу жизни, типу питания и связанной с ним роли органов чувств при отыскивании пищи. *Apodemus flavicollis* — сумеречно-ночной вид, питающийся преимущественно семенами древесно-кустарниковых и травянистых растений, отличается наиболее крупными обонятельными луковицами, для микроструктуры которых характерны крупные клубочки в гломерулярном слое, широкий плексиформный слой с большим количеством клеточных элементов и густой сетью миелиновых волокон, крупные митральные клетки. *Apodemus agrarius* — вид, имеющий преимущественно дневной ритм суточной активности и питающийся смешанной пищей, обладает меньшей относительной величиной обонятельных луковиц, чем желтогорлая мышь, так же как и несколько меньшей величиной клубочков, более редкой сетью миелиновых волокон. Из

двух изученных видов полевых *Clethrionomys glareolus* сумеречно-ночная форма, в питании которой наряду с зелеными частями растений большую роль играют семена, имеет несколько менее крупные, чем изученные виды мышей однопалкового с ней веса тела, обонятельные луковицы, особенности микроструктуры которых в некоторой мере сходны с таковыми у *Apodemus agrarius*. *Microtus arvalis* активна почти круглые сутки, питается в основном зелеными частями растений, которые в изобилии находит вблизи своего жилья. Обладает наименьшими среди изученных грызунов обонятельными луковицами с мелкими клубочками, узким наружным плексиформным и митральным слоями и слабым развитием миелиновых волокон. Илл. — 6, табл. — 6, библи. — 45 назв.

УДК 591.543.42 : 599.426 (471.23)

**Экологические наблюдения за зимней спячкой летучих мышей (Chiroptera, Vespertilionidae) Ленинградской области.** Стрелков П. П. В сб.: Морфология и экология позвоночных. 1971. Изд-во «Наука», Ленингр. отд., Л. 251—303.

Работа посвящена исследованию зимней спячки шести бореальных видов рукокрылых в пещерах Ленинградской обл. (60° с. ш.). *Myotis dasycneme*, *M. daubentoni*, *M. mystacinus* уходят на зимовку в конце сентября—октябре, *Plecotus auritus*, *Eptesicus nilssoni*, и, по-видимому, *Myotis nattereri* — с середины октября до середины—конца ноября. В более позднее время поступления в пещеры новых особей почти не отмечается. Обнаружены заметные видовые различия в частоте пробуждений из спячки: наиболее активны *Plecotus auritus*, у которых на частоту пробуждений, по-видимому, влияют колебания атмосферного давления. Средняя продолжительность непрерывного сна у *P. auritus* 3 недели, у *Myotis mystacinus* и *M. nattereri* — 4 недели. Весеннее пробуждение у *Plecotus auritus* начинается в конце марта, у *Myotis* — во второй половине апреля. Сроки пробуждения почти не меняются год от года и не зависят от хода весны. Массовый вылет из пещер у *Plecotus auritus* и *Eptesicus nilssoni* приходится на середину апреля, у *Myotis* — на конец апреля—начало мая; самцы и неполовозрелые самки у последних могут задерживаться в зимних убежищах вплоть до конца мая. Самки *Plecotus auritus*, *Myotis mystacinus*, *M. daubentoni* и в меньшей степени *M. dasycneme* спариваются преимущественно зимой, во время спячки. За время зимовки летучие мыши теряют от 20 до 40% первоначального веса; убыль веса самцов превышает таковую у самок, в первую половину зимы снижение веса происходит более интенсивно. Естественная гибель летучих мышей во время зимовки незначительна. Илл. — 11, табл. 27, библи. — 84 назв.



# СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
Предисловие . . . . .	3
Г. Х. Шапошникова. Сравнительно-морфологическое описание некоторых видов рода <i>Salvelinus</i> (Nilsson) Richardson . . . . .	4
В. В. Барсуков. Изменчивость пластических признаков у тихоокеанского клювача <i>Sebastodes alutus</i> (Gilbert) и некоторые соображения относительно внутривидовой систематики рыб . . . . .	30
В. М. Коровина. Зависимость развития хрящевых элементов черепа костистых рыб от функциональной нагрузки и пищевого режима . . . . .	47
Е. А. Клебанова, Р. С. Полякова и А. С. Соколов. Морфо-функциональные особенности органов опоры и движения зайцеобразных . . . . .	58
Р. С. Полякова. Морфо-функциональные особенности строения скелета конечностей беличьих . . . . .	121
Г. С. Катинас, Н. А. Бодрова, Т. А. Скворцова и Е. С. Яковлева. Функционально-морфологические особенности мускулатуры грудной конечности некоторых беличьих . . . . .	152
И. М. Фокиц. Сравнительная анатомия мышц тазовой конечности родов <i>Sicista</i> и <i>Salpingotus</i> (к положению подсемейства <i>Cardiocraniinae</i> в системе <i>Dipodidae</i> ) . . . . .	181
И. И. Соколов. Посткраниальный скелет представителей рода <i>Bison</i> . . . . .	198
П. П. Гамбаряц, Г. Н. Орловский, Т. Г. Протопопова, Ф. В. Северин и М. Л. Шик. Работа мышц при разных видах локомоции кошки и приспособительные изменения органов движения в семействе <i>Felidae</i> . . . . .	220
Р. С. Полякова. Межвидовые различия в величии и строении обонятельных луковиц у некоторых грызунов в связи с их образом жизни . . . . .	240
П. П. Стрелков. Экологические наблюдения за зимней спячкой летучих мышей ( <i>Chiroptera</i> , <i>Vespertilionidae</i> ) Ленинградской области . . . . .	251
Рефераты . . . . .	304

## Труды Зоологического института, том XLVIII МОРФОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ

Утверждено к печати  
Зоологическим институтом АН СССР

Редактор издательства Л. М. Митковская. Художник В. В. Грибакин  
Технический редактор Н. А. Кругликова  
Корректоры В. В. Астафитурова, Г. Н. Атлас и Г. И. Суворова

Сдано в набор 1/III 1971 г. Подписано к печати 4/VIII 1971 г. Формат бумаги 70×108<sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Печ. л. 20<sup>1</sup>/<sub>4</sub>=28,70 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 28,22. Изд. № 4318. Тип. зак. № 1356. М-27485. Тираж 1500. Бумага № 2. Цена 2 р. 64 к.

Ленинградское отделение издательства «Наука». 199164, Ленинград, Мецделеевская лин., д. 1

1-я тип. издательства «Наука». 199034, Ленинград, 9 линия, д. 12

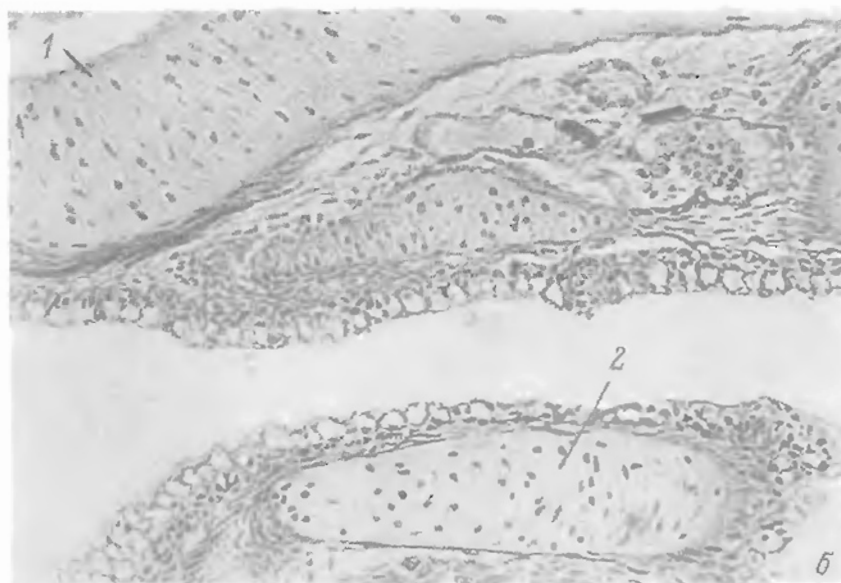
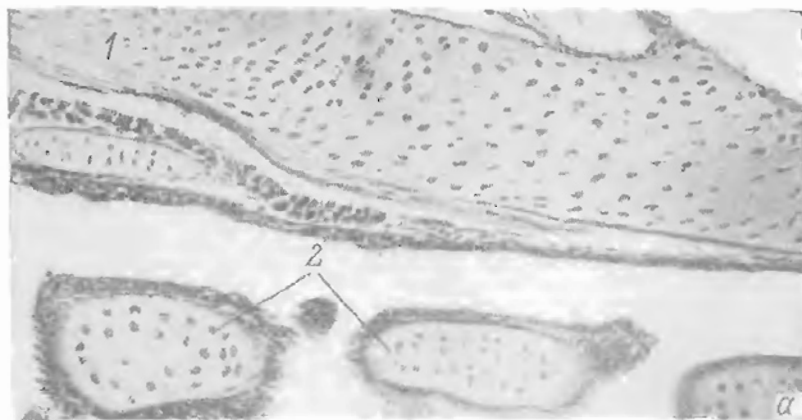


Рис. 1. Сакиттальный срез головы личинок. Азап,  $\times 240$ .  
 а — *Sardinella aurita* Val. (L — 13 мм); б — волховский сиг. (L — 16 мм).  
 1 — осевой череп; 2 — жаберные дуги.

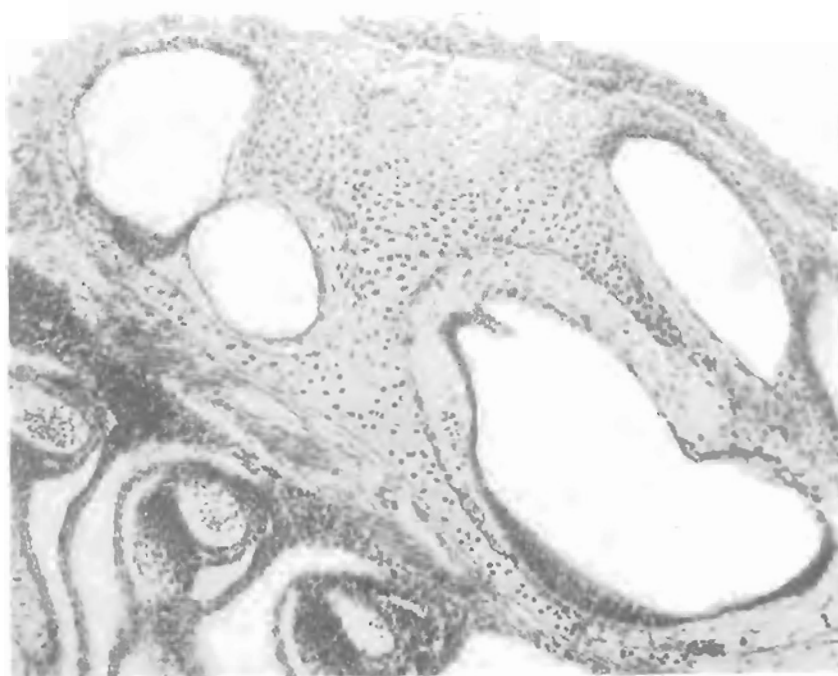


Рис. 2. Сакиттальный срез ушной капсулы только что выклюнувшейся личинки лосося. Гематоксилин по Гейденгейну,  $\times 240$ .

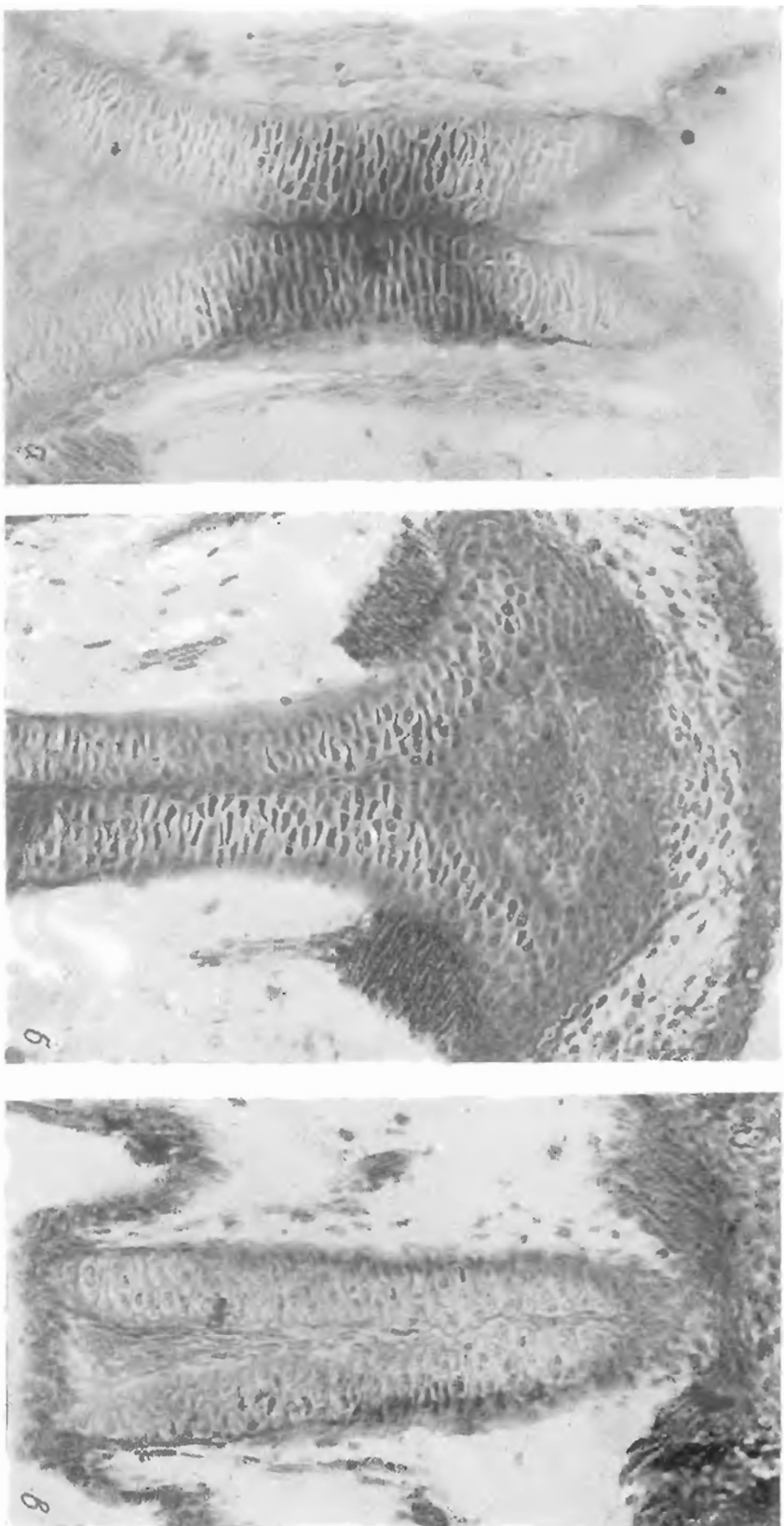


Рис. 3. фронтальные срезы основания черепа только что высклунувшихся личинок. Азат,  $\times 240$ .  
 а — похловский сл.; б — баугмовский сл.; в — чч.



Рис. 4. Сагиттальный срез головы только что выклюнувшейся личинки чира. Гематоксилин Эрлиха,  $\times 240$ .

1 — ушная капсула; 2 — жаберные дуги (I—V); 3 — жаберная крышка; 4 — отолит.

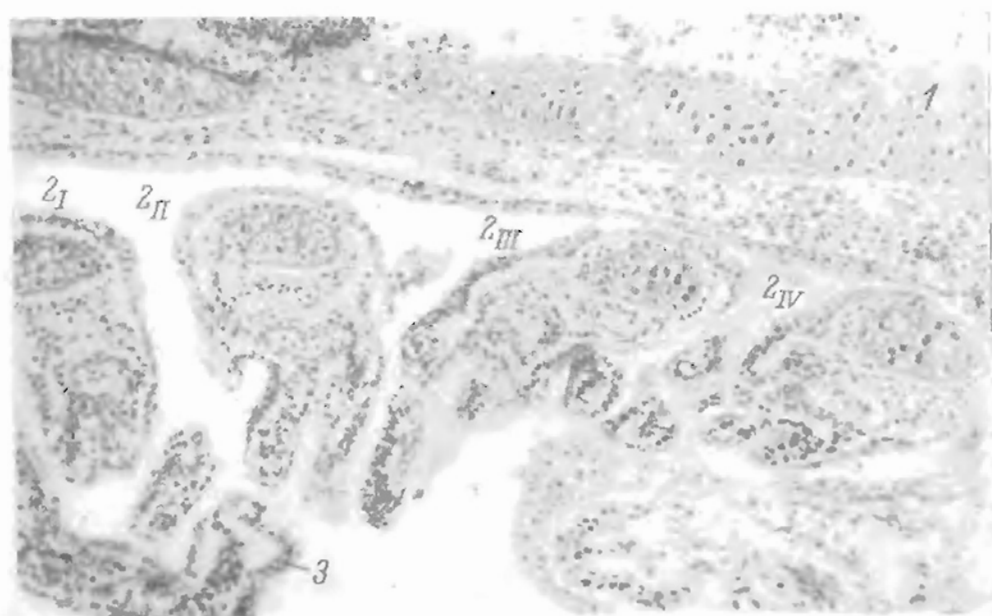


Рис. 5. Сагиттальный срез головы 4-суточной личинки лосося. Гематоксин по Гейденгейму,  $\times 110$ .

1 — основание осевого черепа; 2 — жаберные дуги (I—IV); 3 — жаберная крышка.

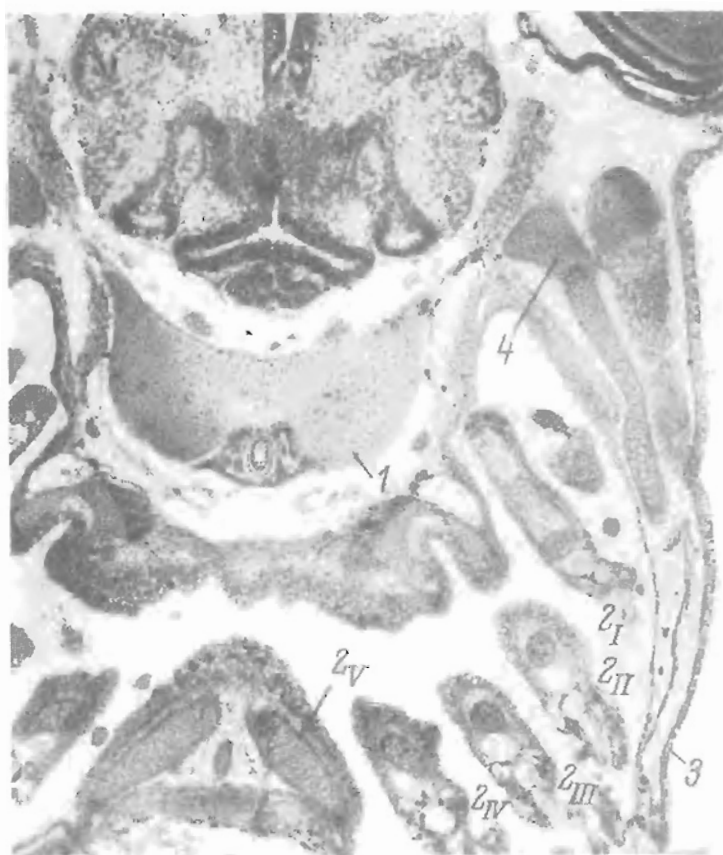


Рис. 6. Фронтальный срез головы личинки радужной форели в начале I этапа. Лзан,  $\times 45$ .

1 — задняя часть осевого черепа; 2 — жаберные дуги (I—V);  
3 — жаберная крышка; 4 — подязычная дуга.



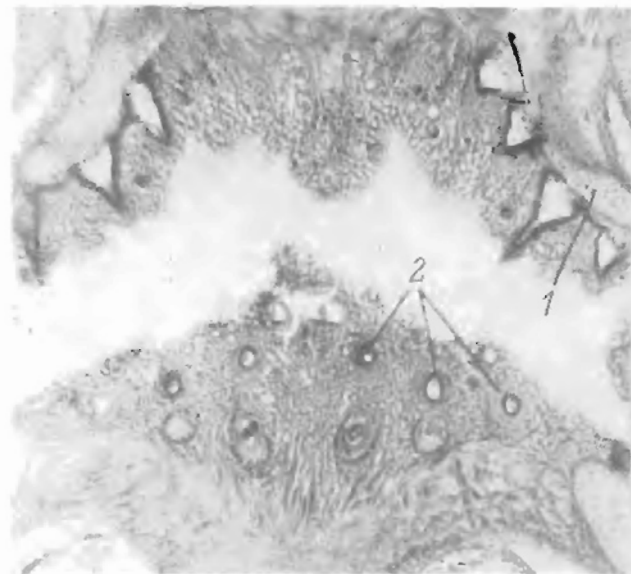


Рис. 8. Фронтальный срез головы 18-суточной личинки волховского сига в области глоточных зубов. Азан,  $\times 110$ .

1 — верхняя дуга с верхнеглоточными зубами;  
2 — нижнеглоточные зубы.

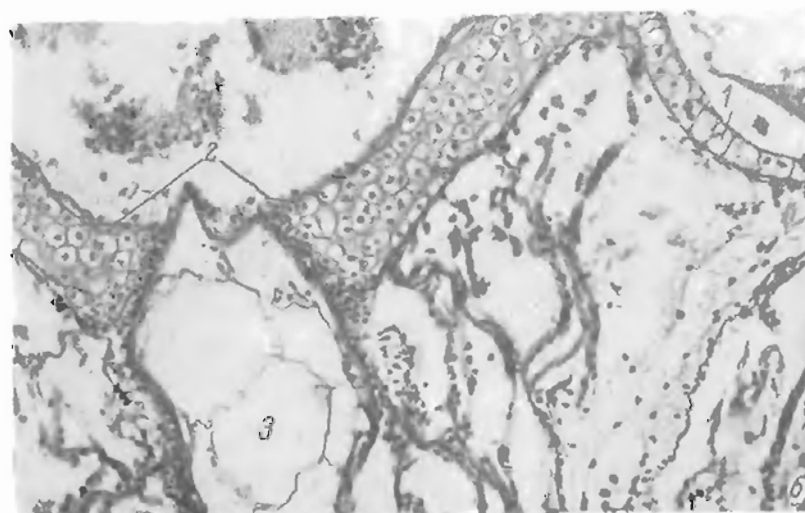
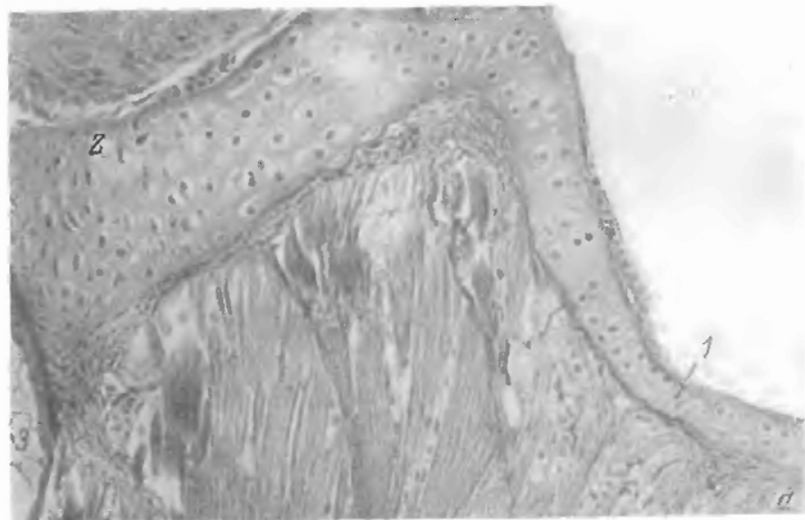


Рис. 9. Фронтальные срезы 18-суточных личинок полховского сига, содержавшихся при температуре  $14-17^{\circ}$ , в области задней части головы и первых сегментов тела. Азан,  $\times 240$ .

а — личинки начали получать корм в 3-суточном возрасте; б — личинки корма не получали. 1 — ушная капсула; 2 — затылочная часть осевого черепа; 3 — хорда.

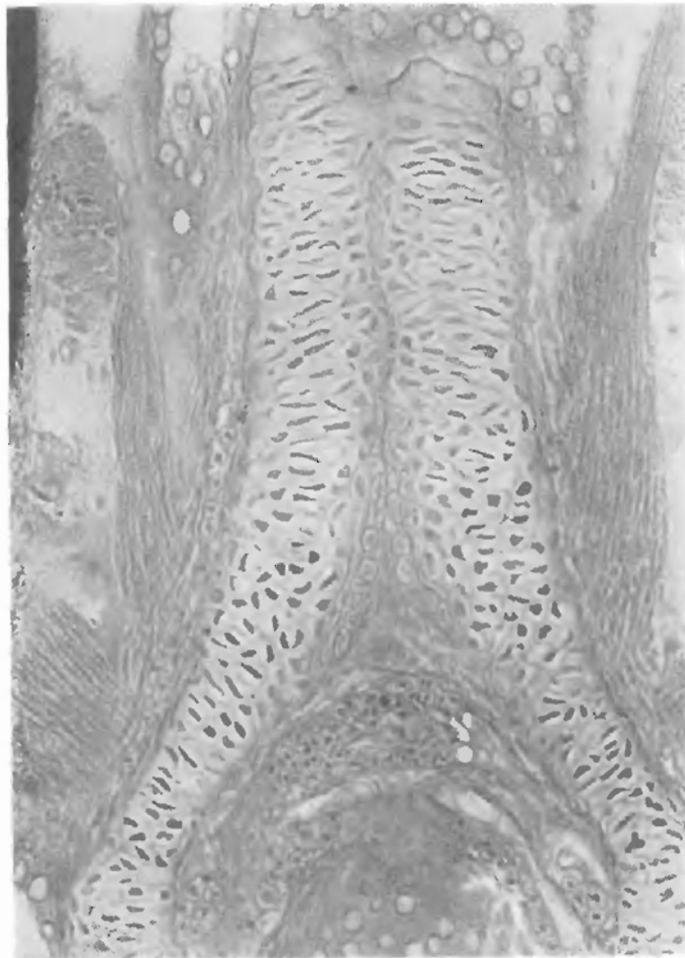


Рис. 10. Фронтальный срез через основание осевого черепа 18-суточной личинки волховского сига, содержавшейся при температуре 5—7° и не получавшей корма. Азан,  $\times 240$ .



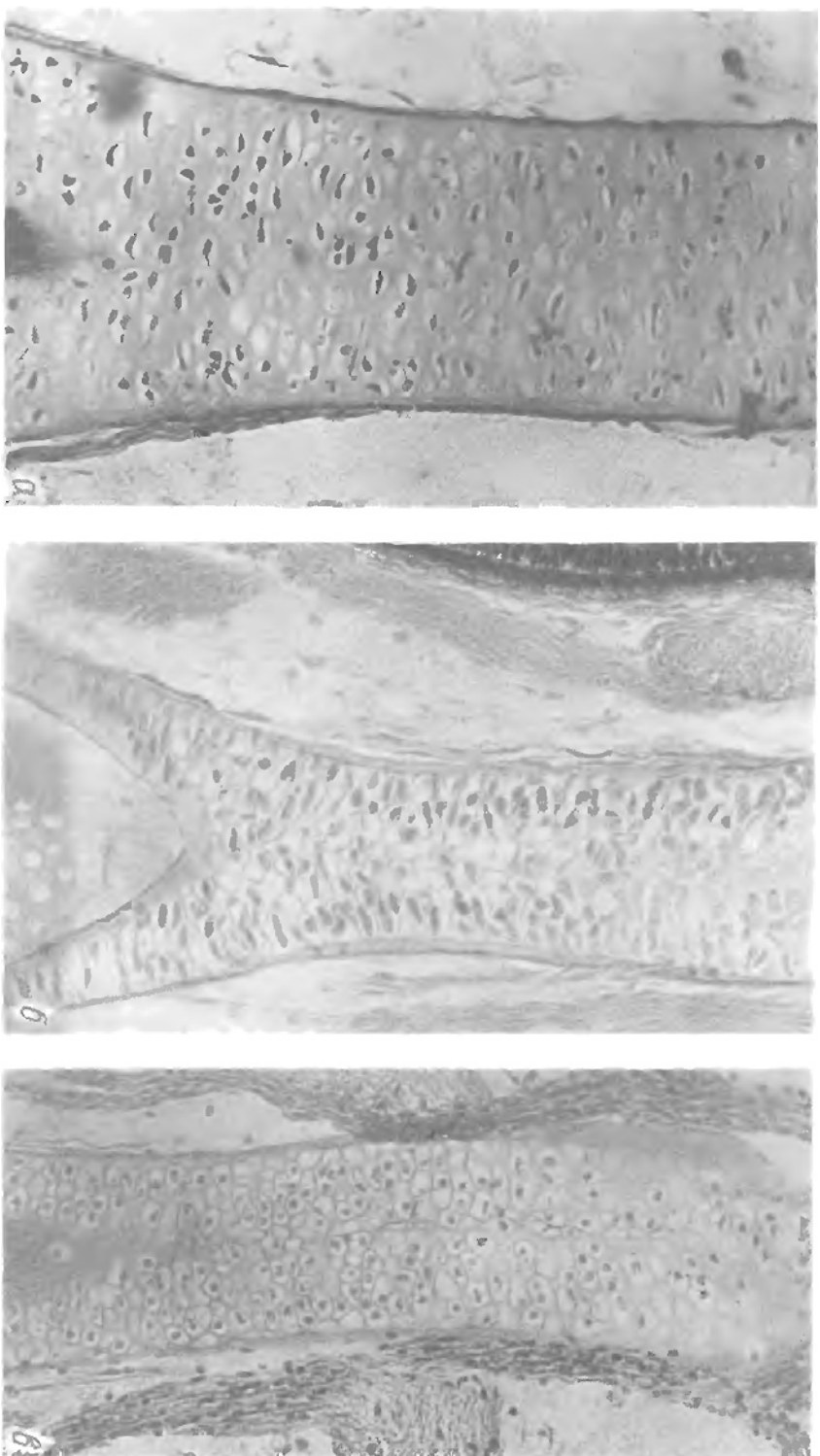


Рис. 11. Фронтальные срезы через основание осевого черепа 18-суточных личинок полхольского сига, содержащихся при температуре 14—17°. Азав,  $\times 240$ .

а — значительная часть полхольского сига; б — в 12-суточном; в — личинки сига не получали.

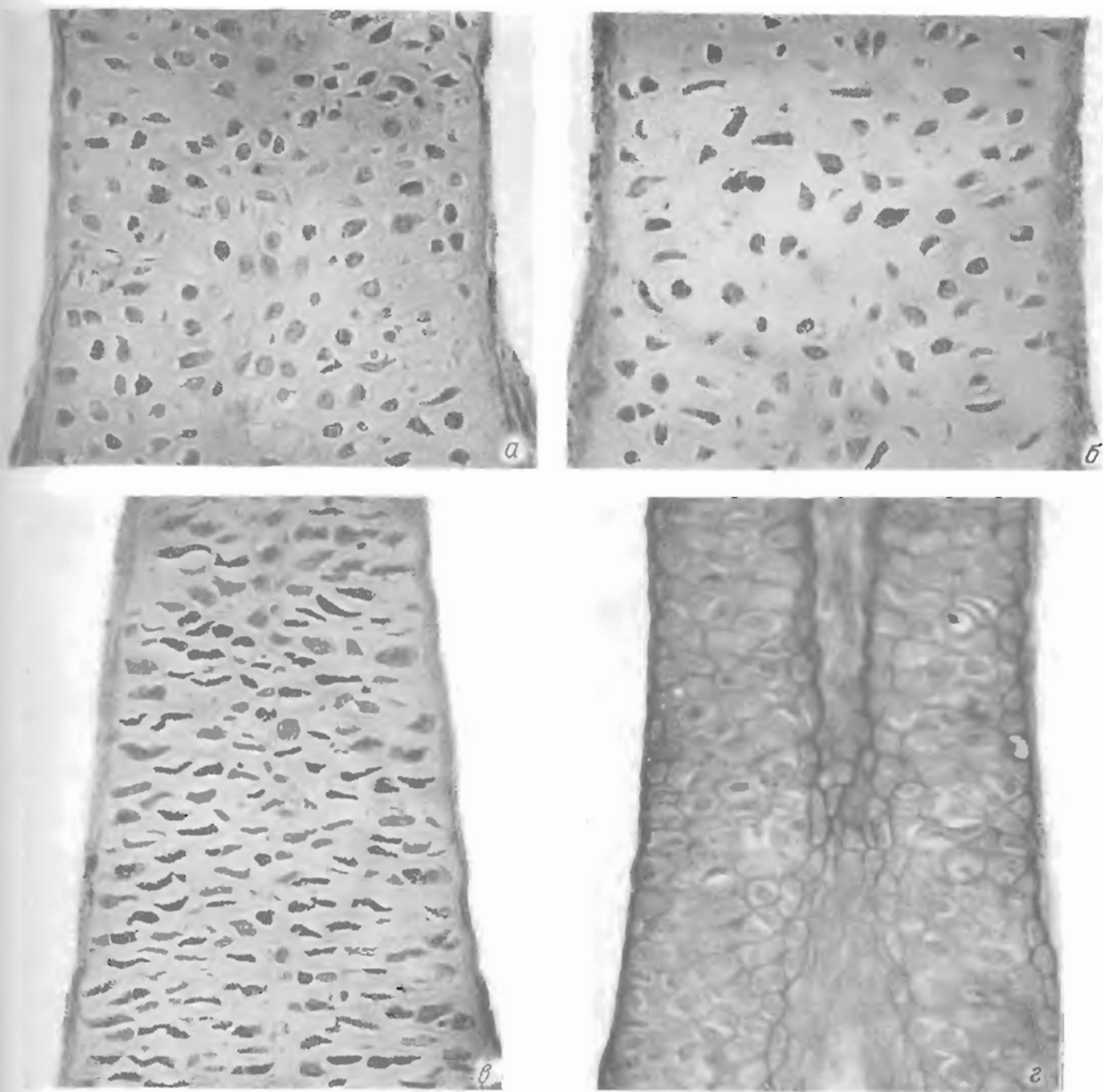


Рис. 12. Фронтальные срезы середины основания осевого черепа личинок чира.

а, б — личинки содержались при температуре 14—16° и начали получать корм в 3-суточном возрасте. Азан,  $\times 430$  (а — 18-суточные личинки, б — 25-суточные); в и г — 18-суточные личинки, содержавшиеся при 5—7° (а — личинки начали получать корм в 6-суточном возрасте, Азан,  $\times 430$ , г — в 12-суточном, гематоксилин Эрлиха,  $\times 430$ ).



Рис. 13. Фронтальный срез основания осевого черепа 7-суточной личинки гибридного карпа. Гематоксилин Гарриса,  $\times 110$ .



Рис. 14. Сагиттальный срез головы 16-суточной личинки гибридного карпа. Гематоксилин по Гейденгейму,  $\times 110$ .  
1 — основание осевого черепа; 2 — жаберные дуги (I — V); 3 — подязычная дуга; 4 — жаберная крышка.

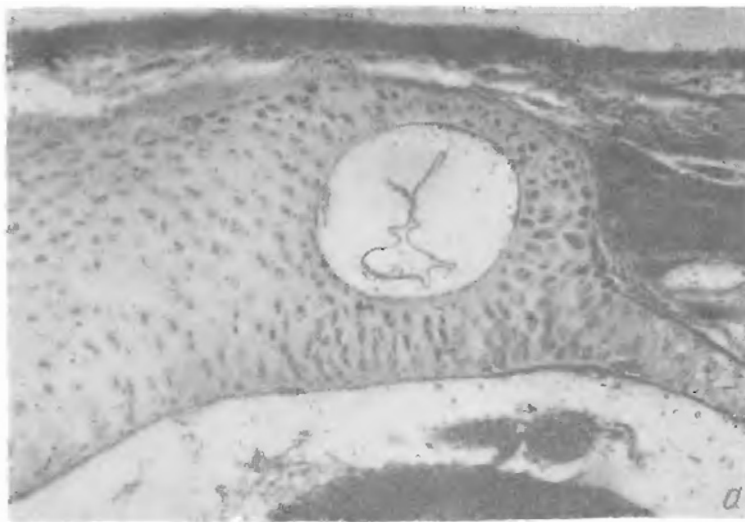


Рис. 15. Сагиттальный срез 16-суточной личинки гибридного карпа. Гематоксилин Эрлиха,  $\times 140$ .  
 а — в области ушной капсулы; б — через этмоидальную область осевого черепа.  
 1 — этмоидале; 2 — рострале.



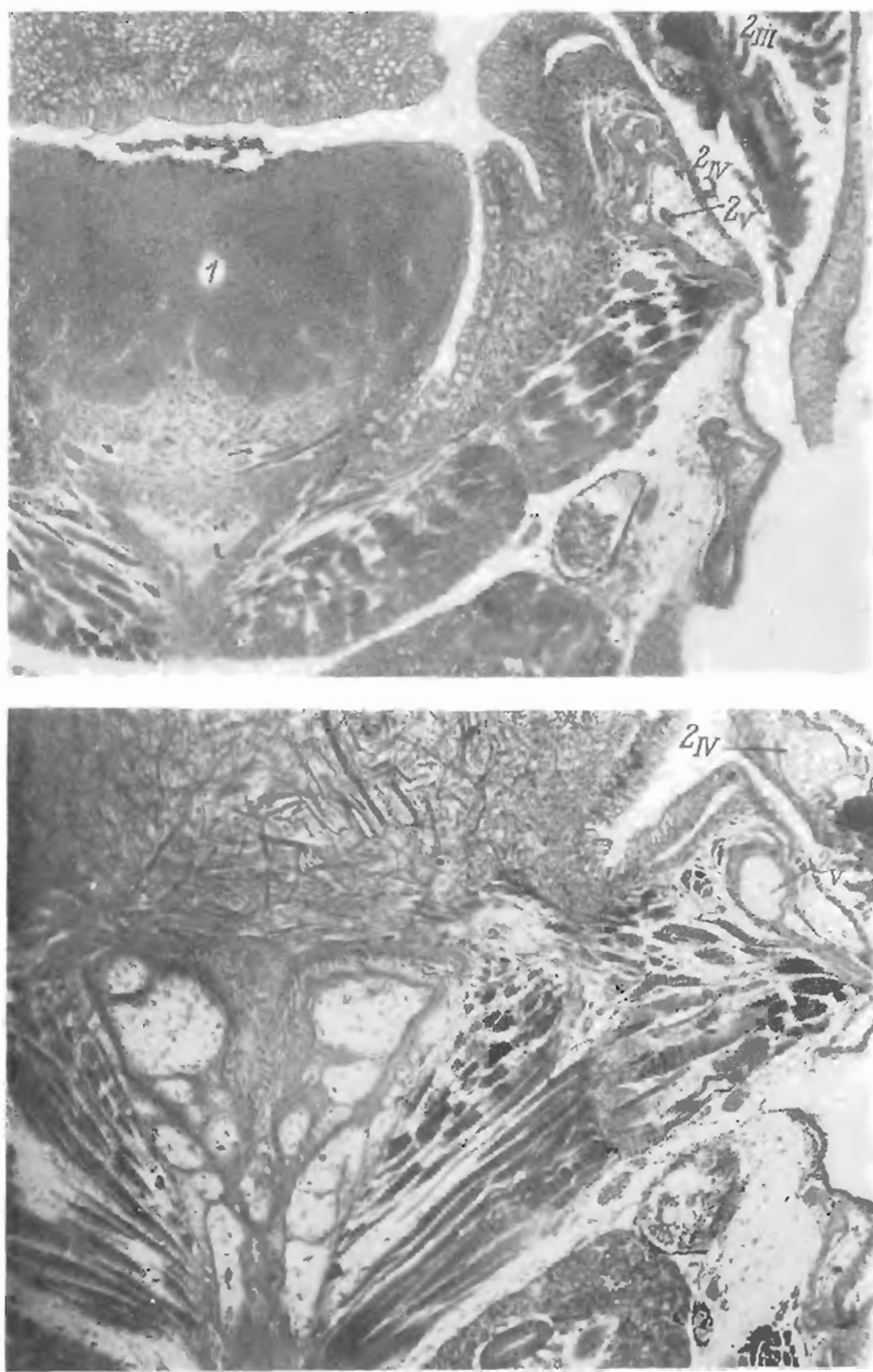


Рис. 19. Фронтальный срез 16-суточной личинки карпа на разных уровнях. Гематоксилин по Гейденгейму,  $\times 93$   
 1 — жерновок; 2 — жаберные дуги (IV—V).

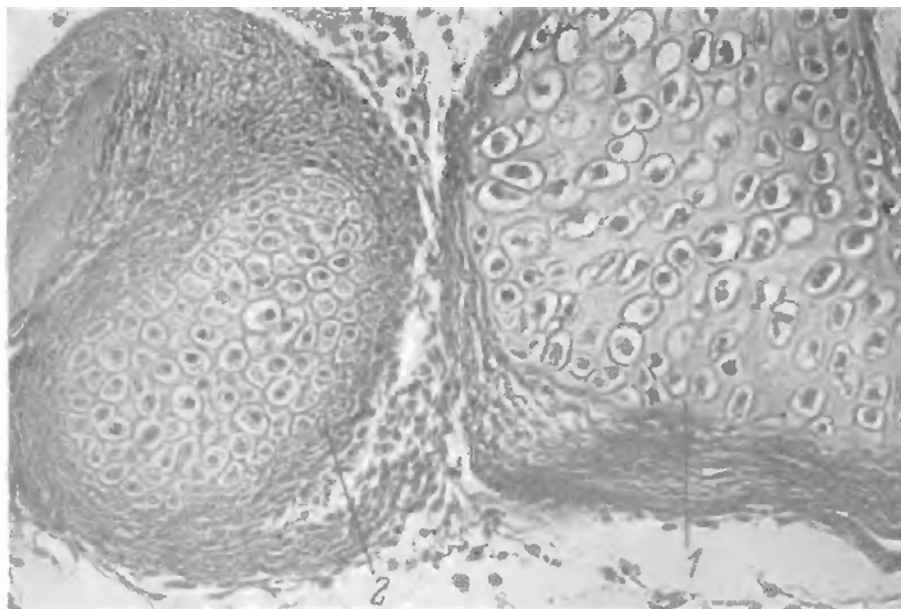


Рис. 20. Сагиттальный срез головы личинки леща в этмоидальной области осевого черепа (L — 16.0 мм). Азап,  $\times 430$ .

1 — этмоидальс; 2 — рострале.

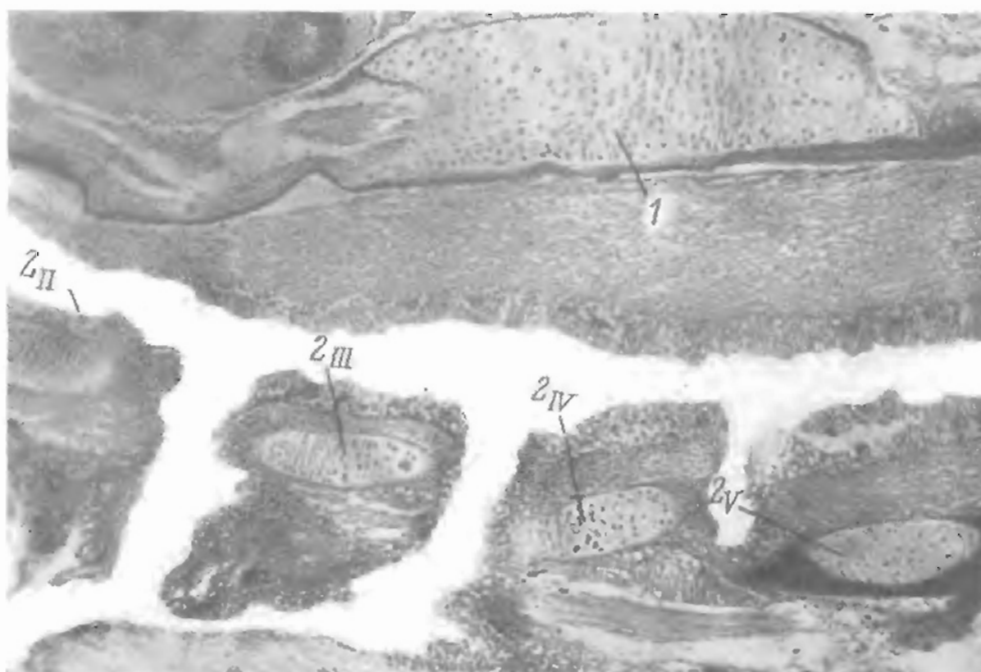


Рис. 21. Сагиттальный срез головы личинки леща (L — 16.0 мм). Азап,  $\times 110$ .

1 — основание осевого черепа; 2 — жаберные дуги (II—V).





Рис. 22. Сагиттальный срез через подязычную и I жаберную дуги личинки леща (L — 11.3 мм). Азан,  $\times 240$ .  
1 — подязычная дуга (hy — гиомандибулоре); 2 — I жаберная дуга;  
3 — ложная жабра.



Рис. 23. Сагиттальный срез через жаберные дуги личинки леща.  
(L — 11.3 мм). Азан,  $\times 240$ .  
1 — жаберная крышка; 2 — жаберные дуги (II—V).



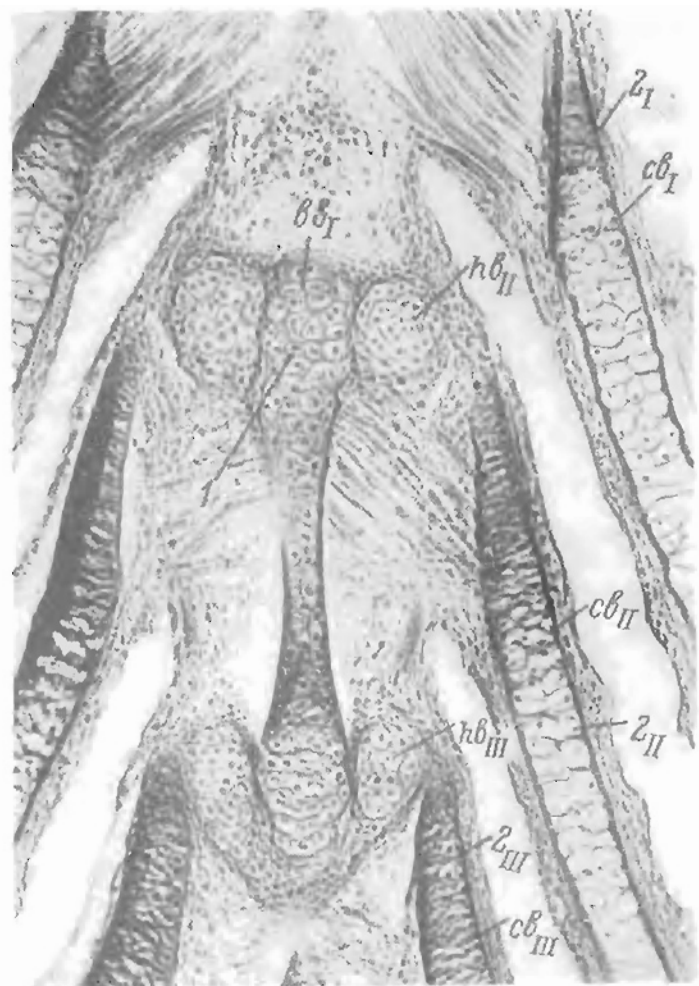


Рис. 24. Фронтальный срез личинки леща через нижнюю часть жаберного аппарата (L — 18.0 мм). Азан,  $\times 140$ .

1 — непарные элементы висцерального скелета; 2 — I—III — жаберные дуги. bb — базибранхиале; hb — гипобранхиале, cb — кератобранхиале.

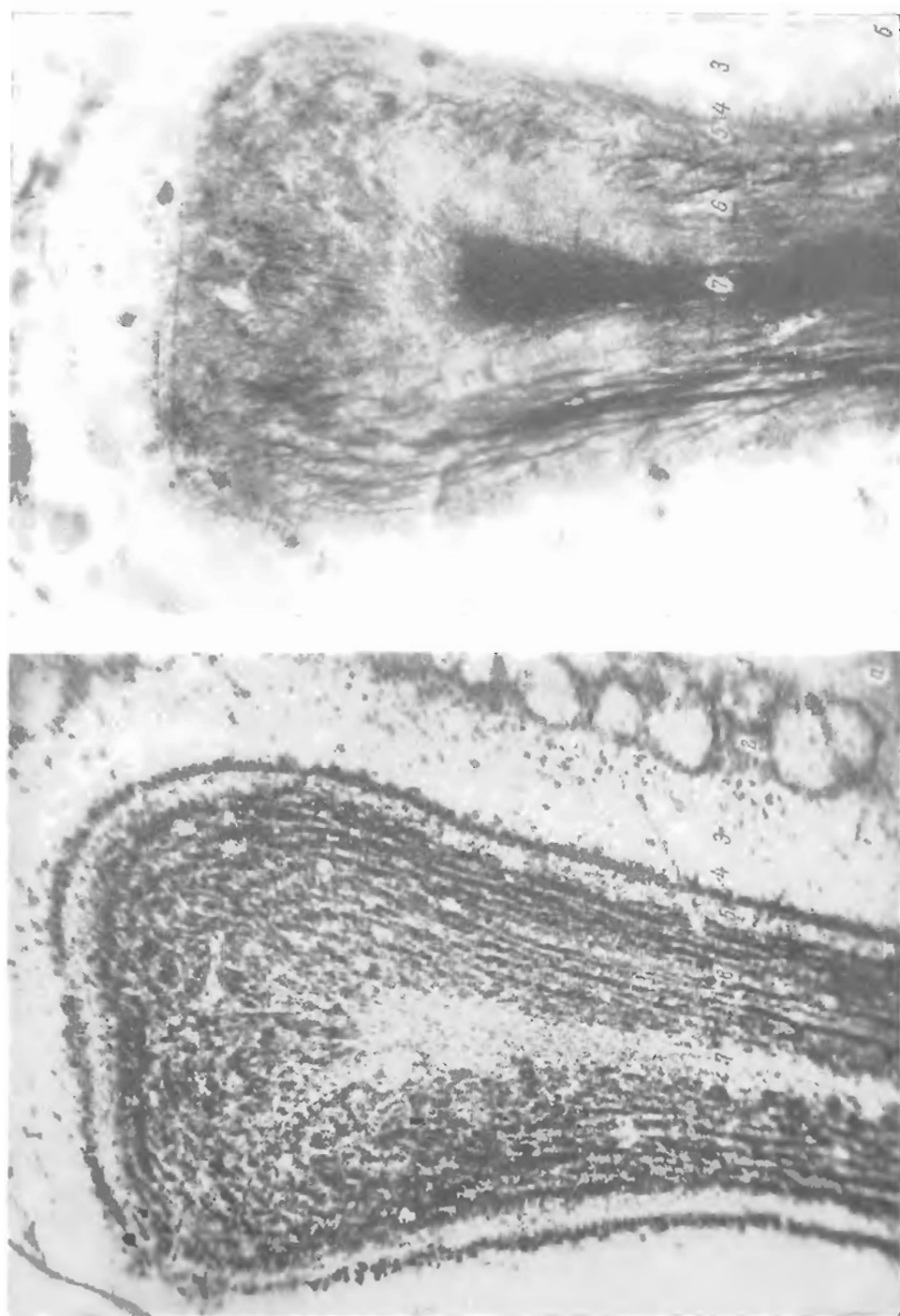


Рис. 2. Микроструктура обонятельной луковицы желтого пера.

а — цитоархитектоника, б — миелинотектоника,  $\times 56$ . 1 — слой волокон обонятельного нерва; 2 — слой клубочков; 3 — наружный плекоморфный слой; 4 — слой митральных клеток; 5 — внутренний плекоморфный слой; 6 — аксонный слой; 7 — антедиальный слой.

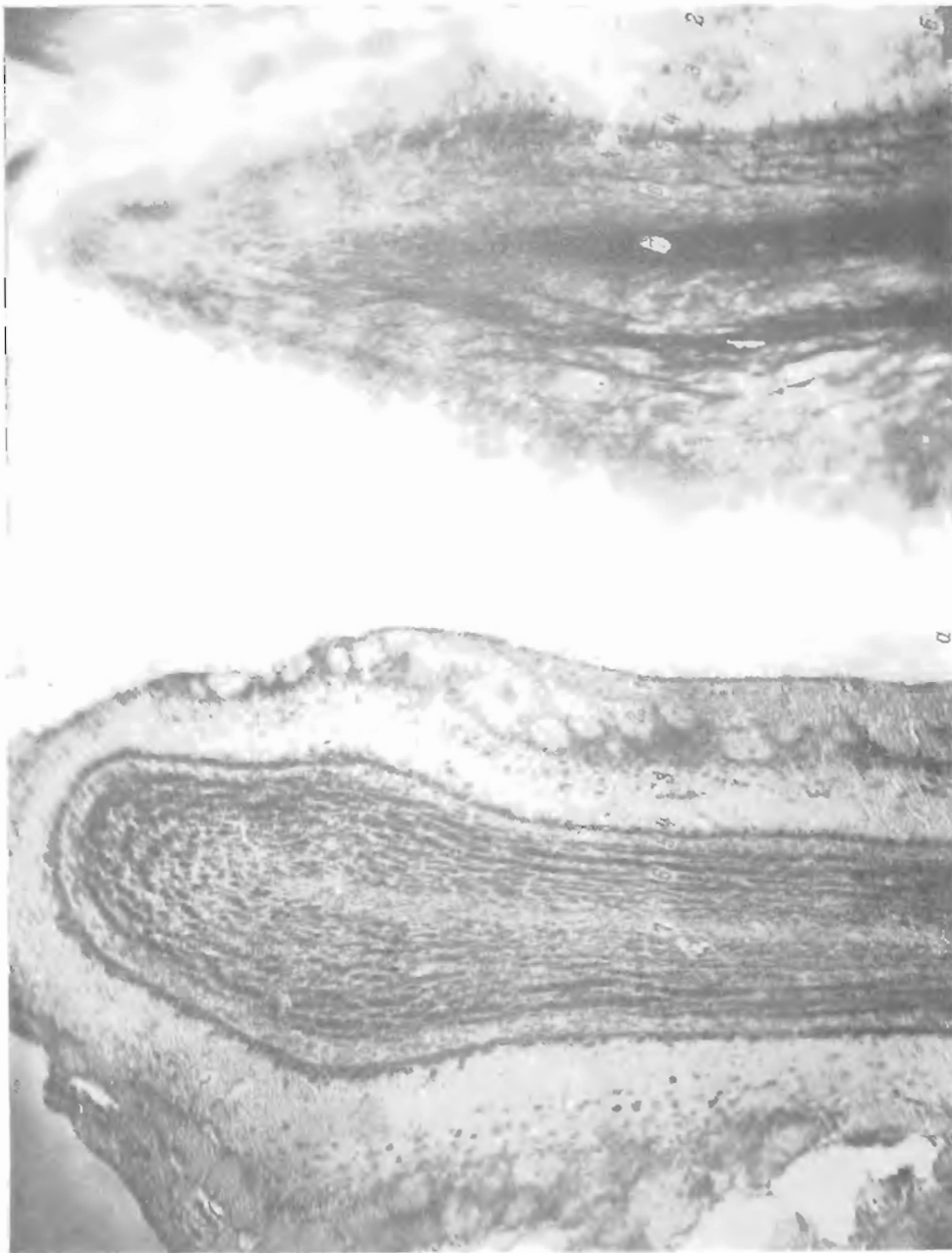


Рис. 3. Микроструктура обонятельной луковицы полевой мыши.  
Обозначения те же, что и на рис. 2.



Рис. 4. Цитохимическая обонятельная  
луковичка рыбки полёвки.

Обозначения те же, что и на рис. 2.

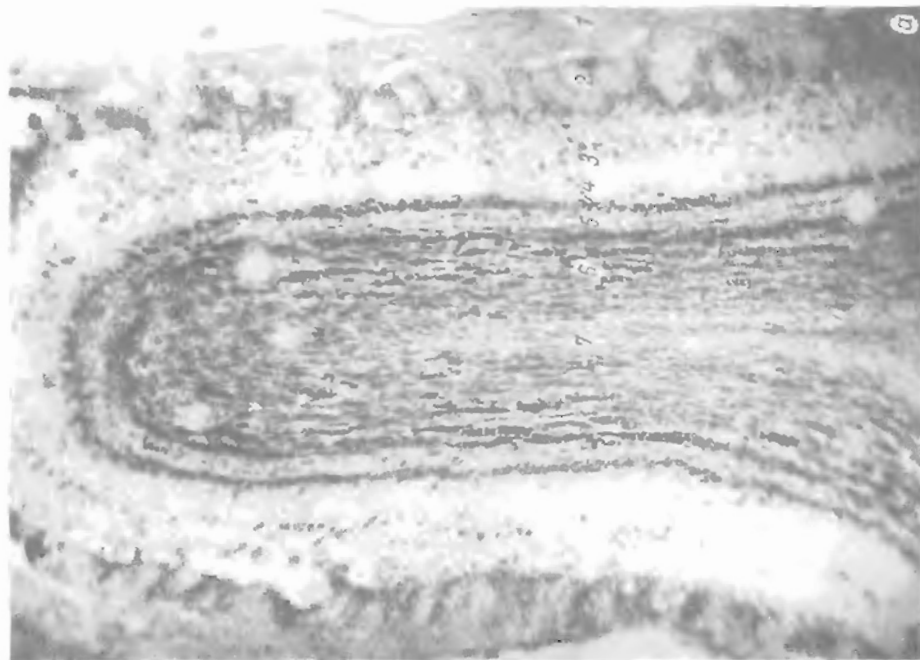
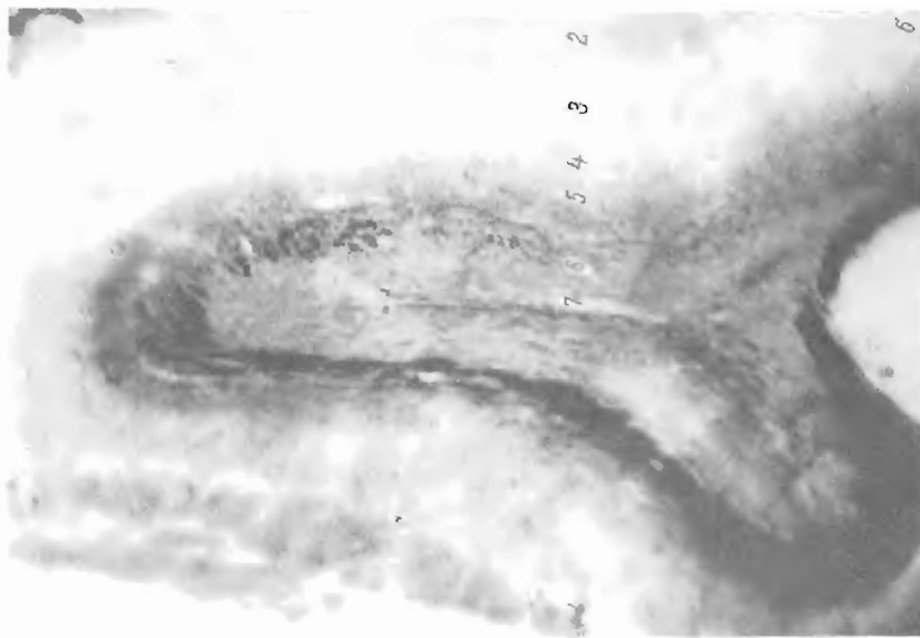


Рис. 5. Микроструктура обонятельной луковички серой полёвки.

Обозначения те же, что и на рис. 2.



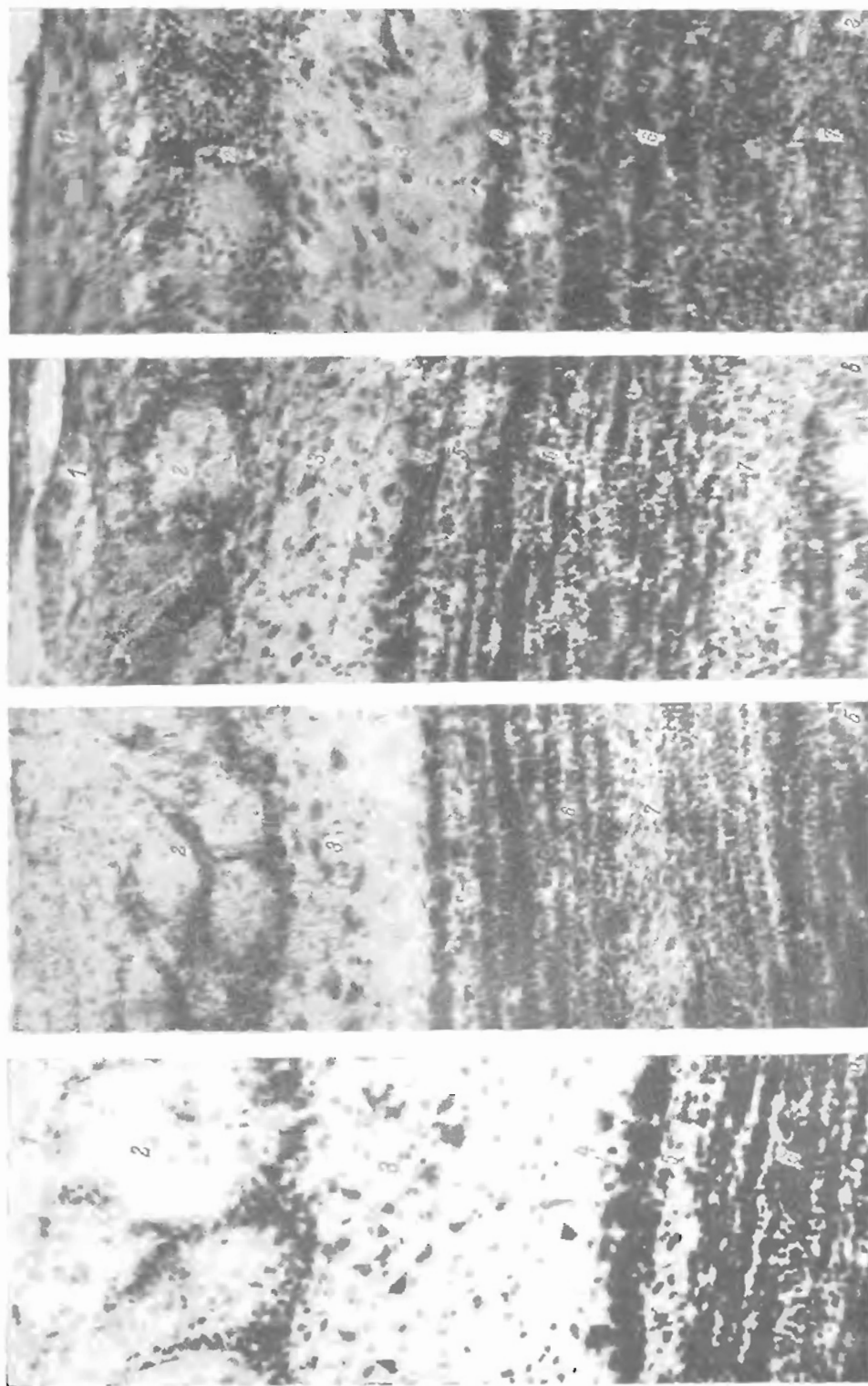


Рис. 6. Цитоархитектоника обонятельных луковиц.

а — желтогорлая мышь; б — полужелтая мышь; в — рыжая полужелтая; г — серая полужелтая, х 100. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.